

**PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES  
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Estimación de la biomasa aérea de lianas en un bosque de tierra firme  
en el Parque Nacional Yasuní, Amazonía ecuatoriana**

**Disertación previa a la obtención del título de  
Licenciada en Ciencias Biológicas**

**NATALIA ALEJANDRA CHARPANTIER DURÁN**

**Quito, 2014**

Yo, Álvaro Pérez, certifico que la disertación de Licenciatura en Ciencias Biológicas titulada “Estimación de la biomasa aérea de lianas en un bosque de tierra firme en el Parque Nacional Yasuní, Amazonía ecuatoriana”, presentada por Natalia Alejandra Charpantier Durán, ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Lic. Álvaro Pérez

Director de disertación

Quito, 28 de abril del 2014

*A mi Alegría siempre!!!*

## AGRADECIMIENTOS

La consecución de la presente investigación no hubiera sido posible sin el apoyo de todas las personas e instituciones que fueron partícipes del proyecto de Ecología de Lianas, en especial extendiendo mi reconocimiento:

A la Estación Científica Yasuní (ECY) por facilitar sus instalaciones, y a todo su personal que fue muy atento y amigable.

Al Herbario QCA de la Escuela de Ciencias Biológicas de la PUCE, donde se realizó la identificación de la mayoría de las colecciones de lianas, a su personal administrativo y científico siempre dispuestos a colaborar.

Al Herbario QCNE, donde se complementó la identificación de las muestras de lianas.

Al Dr. Hugo Romero Saltos, colega y amigo, que hace mucho tiempo me integró a su equipo de investigación y ha guiado el presente estudio con su conocimiento, paciencia y gran prolijidad.

Al Lic. Álvaro Pérez, por sus aportes y consejos positivos en este estudio.

Al Dr. Renato Valencia por el espacio brindado en el Herbario QCA y por sus sugerencias y aportes valiosos en aspectos importantes del presente estudio.

Al Lic. Esteban Gortaire, por su colaboración en la fase de campo del presente estudio, por su amistad y su apoyo.

A la Dra. Verónica Crespo, por sus aportes y recomendaciones en aspectos importantes en el texto del presente estudio, y sobre todo por su gran amistad.

A las Doctoras especialistas en lianas, Robyn Burnham y Lucía Lohmann, por su colaboración en la identificación de muchas especies de lianas.

A mis amigos David Aúz y Yolanda Chávez por su apoyo y sus aportes con ideas prácticas para la redacción, análisis y presentación gráfica en el presente estudio.

## TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS	v
TABLA DE CONTENIDOS	vi
LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE TABLAS	x

1.	RESUMEN.....	1
2.	ABSTRACT.....	2
3.	INTRODUCCIÓN .....	3
3.1.	DEFINICIÓN DE LIANA.....	3
3.2.	BIOLOGÍA GENERAL DE LIANAS .....	3
3.2.1.	Anatomía y desarrollo.....	3
3.2.2.	Aspectos evolutivos .....	5
3.2.3.	Diversidad y abundancia global.....	5
3.2.4.	Interacción con árboles .....	7
3.3.	BIOMASA DE LIANAS.....	8
3.3.1.	Concepto e importancia .....	8
3.3.2.	Estimaciones de BMA de lianas: ecuaciones alométricas .....	9
3.3.3.	Fundamentos fisiológicos sobre acumulación de biomasa .....	10
3.4.	OBJETIVOS.....	12
3.4.1.	Objetivo general.....	12
3.4.2.	Objetivos específicos .....	12
4.	MATERIALES Y MÉTODOS .....	13
4.1.	ÁREA DE ESTUDIO .....	13
4.2.	DISEÑO DEL MUESTREO .....	14
4.3.	ANÁLISIS DE DATOS .....	16

4.3.1. Estimación de la BMA de lianas aplicando las ecuaciones alométricas publicadas.....	16
4.3.2. Desarrollo de la ecuación alométrica promedio para estimar la BMA a ser analizada en este estudio .....	16
4.3.3. Análisis a nivel de especies y familias.....	17
5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN .....	18
5.1. COMPARACIÓN ENTRE ECUACIONES ALOMÉTRICAS .....	18
5.2. BMA TOTAL: PATRONES GENERALES Y COMPARACIONES CON OTROS ESTUDIOS.....	20
5.3. VARIACIÓN DE LA BMA EN FUNCIÓN DE LA TOPOGRAFÍA: ANÁLISIS EN COLINA Y VALLE .....	25
5.4. VARIACIÓN DE LA BMA SEGÚN GRUPOS TAXONÓMICOS: ANÁLISIS A NIVEL DE ESPECIES Y FAMILIAS Y ENTRE HÁBITATS .....	26
5.4.1. Relación de la BMA de las especies de lianas con su abundancia en colina y valle .....	28
6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES.....	30
7. LITERATURA CITADA.....	31
8. FIGURAS.....	37
9. TABLAS .....	43

## LISTA DE FIGURAS

**Figura 1.** Mapa topográfico de la parcela de 50-ha del Proyecto Dinámica del Bosque Yasuní (PDBY), los 30 cuadrantes censados, cada uno de 20×20 m (400 m<sup>2</sup>), se ubican en la parte oeste de la parcela, en el centro de cada hectárea cuadrada (100×100 m): 17 cuadrantes (0,68 ha) en colina (celda negra) y 13 cuadrantes (0,52 ha) en valle (celda gris). Modificado de Romero-Saltos (2011).

**Figura 2.** Correlación entre el diámetro medido en un PMD basal y el diámetro medido según el protocolo de Gerwing et al. (2006) en 436 lianas.

**Figura 3.** BMA de lianas con diámetro  $\geq 1$  cm en 30 cuadrantes (1,2 ha), estimada según siete diferentes ecuaciones alométricas (N=1919)

**Figura 4.** BMA de lianas con diámetro  $\leq 5$  cm en 30 cuadrantes (1,2 ha), estimada según siete diferentes ecuaciones alométricas (N=1789).

**Figura 5.** BMA de lianas por cuadrante, en colina (N=17 cuadrantes) y valle (N= 13 cuadrantes) (Mann-Whitney,  $U=77$ ,  $p=0,1698$ ).

**Figura 6.** Relación del rango de la BMA total de las especies de lianas con respecto a su rango de abundancia, en los 17 cuadrantes de 20×20 m (0,68 ha), en el hábitat topográfico de colina. Los puntos negros corresponden a las especies que tienen un bajo rango de abundancia y un alto rango de BMA.

**Figura 7.** Relación del rango de la BMA total de las especies de lianas con respecto a su rango de abundancia, en los 13 cuadrantes de 20×20 m (0,52 ha) en el hábitat topográfico de valle. Los puntos negros corresponden a las especies que tienen un bajo rango de abundancia y un alto rango de BMA.

## LISTA DE TABLAS

**Tabla 1.** Metodología empleada en el desarrollo de las ecuaciones alométricas publicadas para el estudio de BMA de lianas.  $D$ = diámetro,  $AB$ = área basal,  $L$ = longitud,  $\log$ = logaritmo,  $\ln$ = logaritmo natural.

**Tabla 2.** BMA de las lianas del presente estudio ( $N=1919$ ), estimada con 5 ecuaciones publicadas y la ecuación promedio, en 30 cuadrantes de  $20 \times 20$  m en la parcela de 50-ha del PDBY. El porcentaje de BMA total de lianas se considera a partir de la BMA de árboles más la BMA de lianas.

**Tabla 3.** Análisis de Kolmogorov-Smirnov de la BMA de lianas estimada con cinco ecuaciones alométricas en 1919 individuos. En las celdas grises se observa el valor del estadístico  $D$ , cuanto más pequeño es el valor de  $D$  ( $0-1$ ) mayor es la similitud entre las distribuciones de las biomásas. En las celdas blancas se muestra la probabilidad ( $p$ ).

**Tabla 4.** Análisis de Kolmogorov-Smirnov de la BMA de lianas estimada con cinco ecuaciones alométricas de la literatura y la ecuación desarrollada en el presente estudio (ecuación promedio), a partir de 100 individuos escogidos al azar  $\times$  10 repeticiones.

**Tabla 5.** Valores de BMA publicados para bosques tropicales y del presente estudio. El porcentaje de BMA de lianas se calcula a partir de la suma de la BMA de lianas con la BMA de árboles. BHT= bosque húmedo tropical. PMD= punto de medición del diámetro.

**Tabla 6.** Especies con mayor BMA en 30 cuadrantes de  $20 \times 20$  m (1.2 ha), 17 en colina y 13 en valle, en un bosque de tierra firme en la parcela del PDBY. Las especies están ordenadas de mayor a menor BMA total en los 30 cuadrantes. En los valores de BMA total de colina y valle, el superíndice a la izquierda indica la jerarquía de cada especie al ordenarse de mayor a menor BMA en su respectivo hábitat.

**Tabla 7.** Familias con mayor BMA en 30 cuadrantes (17 en colina y 13 en valle) en la parcela del PDBY. El superíndice a la derecha de los valores indica la jerarquía de cada familia al ordenarse de mayor a menor BMA en su respectivo hábitat.



## 1. RESUMEN

Se estimó la biomasa aérea (BMA) de 1919 lianas (195 spp.)  $\geq 1$  cm de diámetro, en 30 cuadrantes de 20×20 m (1,2 ha) distribuidos en los hábitats topográficos de colina y de valle, en la parcela de 50-ha del Proyecto Dinámica del Bosque Yasuní (PDBY). Las estimaciones de BMA se realizaron con ecuaciones alométricas extraídas de la literatura y con una ecuación alométrica promedio desarrollada en el presente estudio.

Las ecuaciones alométricas publicadas en la literatura no presentaron diferencias significativas entre sí, excepto por la ecuación de Schnitzer *et al.* (2006). La BMA de lianas estimada con la ecuación promedio fue de 15,02 t ha<sup>-1</sup>, la cual representa el 5,2% de la BMA total estimada para la parcela del PDBY (273 t ha<sup>-1</sup> de árboles). En colina, la BMA fue de 7,44 t ha<sup>-1</sup> y en valle fue de 7,58 t ha<sup>-1</sup>, esta diferencia no fue significativa. Las especies de lianas con mayor BMA en las 1,2 ha muestreadas en este estudio fueron *Combretum laxum* y *Machaerium cuspidatum*, con 3,1 t ha<sup>-1</sup> y 1,4 t ha<sup>-1</sup>, respectivamente. Estas mismas especies fueron dominantes tanto en colina como en valle. Las familias con mayor BMA total en las 1,2 ha fueron Combretaceae y Fabaceae, igualmente en colina y en valle. Algunas especies tuvieron una importante BMA a pesar de ser poco abundantes; por ejemplo, *Dicranostyles ampla* representó el 1,5% de la BMA total, con un solo individuo registrado en la colina.

Este estudio representa la primera estimación de BMA de lianas en el Ecuador, y a nivel global es el primero que analiza las variaciones de BMA entre hábitats topográficos. Asimismo, enfatiza el valor que tendría desarrollar ecuaciones alométricas específicas para cada región. Además, este estudio resalta la potencial importancia de las lianas como reservorios de carbono en el Yasuní (~7,5 t h<sup>-1</sup>).

## 2. ABSTRACT

This study estimated the above-ground biomass (AGB) of 1919 liana (195 spp.) with a diameter  $\geq 1$  cm in 30 plots of 20×20 m (1,2 ha) located in ridges and valleys of the 50-ha plot of Forest Dynamic Project in Yasuni National Park. We estimated AGB with allometric equations obtained from the literature and with mean allometric equation developed in this study.

We found no significant differences between the allometric equations except for the equation developed by Schnitzer *et al.* (2006). The ABG estimated with the mean allometric equation was 15,02 t ha<sup>-1</sup> which represents 5,2% of the total ABG estimated for the plot (273 t ha<sup>-1</sup> of trees). We found no significant differences between the ABG estimated for ridges and valleys (7,44 t ha<sup>-1</sup> and 7,58 t ha<sup>-1</sup> respectively). *Combretum laxum* and *Machaerium cuspidatum* had the highest total ABG (3,1 t ha<sup>-1</sup> y 1,4 t ha<sup>-1</sup> respectively). These two were also the dominating species in ridges and valleys. Combretaceae and Fabaceae were the dominating families in the 30 plots and in ridges and valleys. Some species showed a high ABG even though they were not abundant. For example with only one individual sampled in the ridge, *Dicranostyles ampla* represented 1,5% of total ABG.

This study represents the first estimation of liana ABG in Ecuador. On a global scale, it is the first to analyze variations in ABG between topographic habitats. Furthermore, it emphasizes the value of developing specific allometric equations for each region. Finally, this study highlights the potential importance of lianas as carbon sinks.

### 3. INTRODUCCIÓN

En un bosque, los árboles son los que atraen más la atención por su imponente presencia. Pero abrazados a ellos, casi invisibles para el ojo no entrenado, suelen encontrarse las lianas, sosteniéndolos y conectándolos. El presente estudio se centra en esta forma de vida disimulada y tiene como propósito fundamental realizar la primera estimación de biomasa aérea (BMA) de lianas en un bosque en el Ecuador (Yasuní).

#### 3.1. DEFINICIÓN DE LIANA

Las plantas trepadoras son componentes importantes de las comunidades forestales e integran una parte considerable de la diversidad vegetal en la mayoría de los bosques del planeta (Gentry, 1991; Engel *et al.*, 1998; Schnitzer & Bongers, 2002). A lo largo de la historia evolutiva, las plantas con hábito trepador se han diferenciado en varios grupos con distinta estructura, forma de crecimiento y rol ecológico, clasificándose en epífitas (*e.g. Souroubea*), hemiepífitas secundarias (*e.g. Monstera*), parásitas (*e.g. Gasteranthus*), bejucos herbáceos (*e.g. Ipomoea*) y bejucos leñosos o lianas (*e.g. Banisteriopsis*) (Gentry, 1991; Jørgensen & León-Yanez, 1999). A las lianas se las define como bejucos leñosos que comienzan su ciclo a manera de plántulas terrestres, que para trepar se valen de estructuras especializadas, y que permanecen enraizadas al suelo durante toda su vida (Putz, 1983; Gentry, 1991; Bongers *et al.*, 2002).

#### 3.2. BIOLOGÍA GENERAL DE LIANAS

##### 3.2.1. Anatomía y desarrollo

La morfología interna de muchas lianas es atípica, porque tienen un cambium vascular lobado o disjunto (Gentry, 1991; Allen *et al.*, 1997). Este crecimiento secundario anómalo, con haces vasculares anchos y parénquima en el xilema, confieren a la liana una

mayor tasa de flujo de savia, incrementa su flexibilidad, hace posible que la liana soporte una masa de hojas cinco veces mayor a la de un árbol del mismo diámetro, y facilita la recuperación de lesiones cuando una liana cae desde el dosel (Fisher & Ewers, 1991; Putz, 1983; 1990; Engel, 1998; Avalos *et al.*, 1999; Alvira *et al.*, 2004). Para poder trepar las lianas presentan diferentes estructuras, tales como zarcillos, espinos, pelos, raíces adventicias o tallos envolventes, que son modificaciones de hojas, folíolos, estípulas, inflorescencias, ramas o raíces (Gentry, 1991; Engel *et al.*, 1998; Putz, 2013).

En lo que se refiere al desarrollo, las lianas representan una de las más dinámicas formas de vida en los bosques tropicales, pues aparte de la reproducción sexual (formación de genetes), pueden reproducirse vegetativamente formando clones (rametes), incluso a partir de un pedazo de tallo, y ocupar todos los estratos del bosque (Fisher & Ewers, 1991; Hegarty & Caballé, 1991; Avalos & Mulkey, 1999a). En etapas de plántula y juvenil muchas lianas tienden a ser intolerantes a la sombra, aunque algunas especies están adaptadas para crecer en ambientes con poca luz, en estas fases tempranas las lianas son difíciles de distinguir de las plántulas o juveniles de los árboles (Gentry, 1991; Putz, 2013). Cuando una liana comienza a trepar se ramifica y algunas ramas se vuelven pendientes y eventualmente rastreras con punto de enraizamiento adventicio, formando así inmensas redes en la búsqueda de nuevos apoyos (Putz, 1983; Engel *et al.*, 1998). Una vez que las lianas llegan al dosel despliegan sus ramas en la copa del árbol y forman hojas grandes y finas (Gentry, 1991), desplegando mucho follaje si las condiciones de luminosidad son favorables (Putz, 2013). A diferencia de muchos árboles, la baja caída de hojas y la expansión foliar que muestran numerosas lianas en períodos secos, se explica por la presencia de raíces profundas que hacen posible el acceso a fuentes de agua poco disponibles para árboles (Engel *et al.*, 1998; García & Nepstad, 2001).

### 3.2.2. Aspectos evolutivos

En las plantas, el hábito de liana apareció varias veces de forma independiente durante el curso de la evolución, originando una alta diversidad representada en varios taxa, como las pteridofitas (*e.g. Salpichlaena*), las gimnospermas (*e.g. Gnetum*) y las angiospermas, siendo las eudicotiledóneas el linaje con mayor cantidad de especies trepadoras (Engel *et al.*, 1998; Bongers *et al.*, 2002). Se podría argumentar que, en el 60% de los órdenes y en más de la mitad de familias de eudicotiledóneas, existe por lo menos una especie de liana (Gentry, 1991; Bongers *et al.*, 2002). Hay taxa que son casi exclusivamente lianas, como las familias Passifloraceae, Cucurbitaceae y Vitaceae, o géneros como *Serjania* o *Paullinia* (Sapindaceae) (Gentry, 1991; Jørgensen & León-Yanez, 1999).

La evolución de estructuras especializadas para trepar alcanzó su mejor nivel con el desarrollo de los zarcillos, que es una adaptación presente en los géneros y familias de lianas con mayor riqueza de especies trepadoras en el mundo (Cucurbitaceae, Passifloraceae, Sapindaceae, Bignoniaceae y Vitaceae). Las leguminosas (Fabaceae) son también un taxón altamente diversificado, presente en la mayoría de bosques del planeta, comprendiendo muchas especies de lianas que presentan diversas estrategias para trepar, como zarcillos, espinos, tallos volubles, ramas laterales envolventes, entre otras (Gentry, 1991; Engel *et al.*, 1998).

### 3.2.3. Diversidad y abundancia global

Las lianas comprenden el 10% de los tallos leñosos en el mundo y alcanzan su mayor diversidad y abundancia en bosques tropicales, incrementándose conforme decrece la latitud, representando 20–25% de la diversidad alfa de especies leñosas en los bosques

tropicales de Asia, África y Suramérica (Gentry, 1991; Appanah *et al.*, 1992; Allen *et al.*, 1997; Schnitzer & Bongers, 2002). Las familias Fabaceae, Celastraceae, Menispermaceae, Apocynaceae, Malpighiaceae y Bignoniaceae tienen una alta densidad y riqueza de especies en toda la zona pantropical (Nabe-Nielsen, 2000; Muthuramkumar, S. & Parthasarathy, 2000; Duque *et al.*, 2004; Senbeta *et al.*, 2005). Ciertos géneros también son comunes entre continentes, *Combretum* se ha observado como dominante en cinco bosques premontanos de Etiopía (Senbeta *et al.*, 2005), *C. yunnanensis* en China (Lü *et al.*, 2009), *C. albidum* en un bosque seco de la India peninsular (Sridhar & Parthasarathy, 2006), y en la Amazonía noroccidental *C. laxum* (Duque *et al.*, 2004, Romero-Saltos, 2011).

La densidad de las lianas aumenta en bosques con frecuente caída de árboles (formación de claros), en bosques secundarios y bosques fragmentados (Babweteera *et al.*, 2000). En un bosque de la Amazonía boliviana, concesionado para la extracción de madera, se registraron 65 especies de árboles y 51 especies de lianas (44%) en una hectárea (Pérez-Salicrup *et al.*, 2001). En la Isla de Barro Colorado Schnitzer *et al.* (2000) observaron que, cerca del 7,5% de todos los claros que se formaban al año acababan dominados por lianas, estas causaron un estancamiento en el reclutamiento de árboles; dichos claros podrían permanecer en ese estado hasta por 13 años. Ellos también concluyeron que las lianas en los claros parecían inhibir la supervivencia de árboles no pioneros, pero indirectamente aumentaban la de los árboles pioneros. Esta supervivencia podría deberse a que ciertos árboles pioneros tienen adaptaciones para liberarse de las trepadoras, como los árboles de *Cecropia* spp., que crecen en simbiosis con hormigas que no permiten que ninguna trepadora se apoye (Clark & Clark, 1990; Putz, 2013). La densidad de lianas también se acrecienta en suelos aluviales ricos en materia orgánica y con un pH levemente ácido (Hegarty, 1990; Engel *et al.*, 1998). Cuando un bosque está en una etapa avanzada de sucesión, la abundancia de lianas tiende a disminuir, quizás como

efecto de la baja disponibilidad de luz hacia el interior del bosque, que influye directamente en la tasa de reclutamiento de plántulas (Capers *et al.*, 2005).

#### 3.2.4. Interacción con árboles

La ventajosa adaptación de las lianas para acceder rápidamente al dosel en búsqueda de la luz, puede afectar negativamente a los árboles al competir por recursos (Putz, 1983; Bongers *et al.*, 2002). En ciertos casos esta competencia puede ocasionar a un árbol daños mecánicos, bajas en su tasa de crecimiento, reducción en su producción de frutos y semillas, además de un aumento en la probabilidad de la mortalidad (Stevens, 1987; Phillips *et al.*, 2002; Avalos *et al.*, 2007). Por ejemplo, en el Congaree Swamp, E.E.U.U, Allen *et al.* (1997) observaron que, cuando existen árboles conectados entre sí por lianas en el momento que algún árbol cae arrastran muchos más. Asimismo notaron que después de un huracán el daño fue mayor en árboles que hospedaban tres o más lianas grandes que en árboles sin lianas. Otro caso se observó en ocho especies de árboles en la Estación Biológica La Selva, Costa Rica, en donde la tasa de crecimiento anual del diámetro fue negativamente correlacionado con el índice de ocupación de lianas y hemiepífitas (Clark & Clark, 1990). Otro ejemplo de competencia entre lianas y árboles se estudió en la liana del género *Celtis*, que rompe a sus árboles hospederos para crear vacíos en el bosque y beneficiar su propia proliferación (Putz, 2013). En los bosques tropicales, se estima que del 40–50% de los árboles son utilizados como soporte por las lianas (Putz, 1983; Allen *et al.*, 1997; Phillips *et al.*, 2002). En un remanente de bosque maduro en U.S.A., se encontró que el 54% de 436 árboles ( $DAP \geq 10$  cm), tenían lianas creciendo en ellos (Allen *et al.*, 1997). En La Chonta, Bolivia, Alvira *et al.* (2004) demostraron que la proporción de árboles infestados por lianas fue del 73%, más que en cualquier otro bosque tropical amazónico. Otro estudio en el sureste de Estados Unidos, se observó que el árbol

*Liquidambar styraciflua* (Altingiaceae) fue la especie que soportaba el mayor número de lianas en el bosque, especialmente de la especie *Rhus radicans* (Anacardiaceae) (Allen *et al.*, 1997). De igual manera, en un bosque seco siempre verde de la India peninsular, los árboles *Memecylon umbellatum* (Melastomataceae) y *Beilchmiedia gemmiflora* (Lauraceae) fueron los hospederos más frecuentes, con 19 y 16% de ocupación respectivamente en 39 especies estudiadas de árboles (Chittibabu & Parthasarthy, 2001). En el caso de árboles evasores de lianas, en un bosque boliviano destinado a la extracción de madera, la especie *Schizolobium amazonicum* (Fabaceae) tuvo la mayor proporción de individuos libres de lianas y el menor número de individuos de lianas por árbol, esto podría ser debido a su rápido crecimiento, corteza lisa, grandes hojas compuestas y la forma de la copa (Alvira *et al.*, 2004).

### **3.3. BIOMASA DE LIANAS**

#### **3.3.1. Concepto e importancia**

Para conocer la cantidad y el flujo de carbono de los diferentes componentes de un ecosistema a través del tiempo, se debe estimar la biomasa (Brown *et al.*, 1989; Brown & Lugo, 1992; Chave *et al.*, 2003). La biomasa es la cantidad de materia orgánica viva (*e.g.* plantas, animales, hongos), presente en un ecosistema determinado (Ramos, 2008). La materia orgánica se forma a partir del CO<sub>2</sub>, que es captado y fijado por las plantas a través de la fotosíntesis, siendo las plantas leñosas, como árboles y lianas, las que almacenan componentes de carbono por tiempos prolongados (Raven, 1982; Acosta-Mireles *et al.*, 2002; Montaña & Sandoval, 2007). En la actualidad hay ~30–40% más CO<sub>2</sub> que hace 200 años, esto como consecuencia del incremento de la población mundial y sus actividades, que producen más de 11.000 millones de toneladas de carbono al año (11 Gt), ocasionando cambios perjudiciales en el planeta, especialmente al aumentar el efecto invernadero



(Brown *et al.*, 1989; Montañó & Sandoval, 2007; Granados & Corner, 2008). Estos efectos adversos son mitigados en los bosques tropicales, ya que absorben de 1–2 Gt de carbono al año, conteniendo ~40% del carbono en su biomasa (Phillips *et al.*, 2002; Granados & Corner, 2008). Parte de este porcentaje de carbono almacenado corresponde a las lianas, no obstante, por falta de estudios se desconoce su verdadero valor a nivel global.

### 3.3.2. Estimaciones de BMA de lianas: ecuaciones alométricas

El procedimiento para estimar indirectamente la BMA de lianas es el cálculo a partir de ecuaciones alométricas (Putz, 1983; Gerwing & Farias, 2000). Las ecuaciones alométricas se construyen por medio de un método destructivo directo (Brown *et al.*, 1989; Liddell *et al.*, 2007). Este método requiere derribar varios individuos completos de cada una de las especies más representativas de un bosque determinado y posteriormente se obtiene el peso seco, tanto de fuste, ramas y hojas (Putz, 1983; Gerwing & Farias, 2000; Gehring *et al.*, 2004). Las variables que se incluyen en una ecuación para estimar BMA pueden ser: diámetro ( $D$ ), altura ( $H$ ) y densidad de la madera ( $\rho$ ) (Brown *et al.*, 1989). La mayoría de las ecuaciones para estimar BMA de lianas solo utilizan diámetro (Tabla 1). En ciertos estudios, principalmente para estimar BMA de árboles y para obtener una estimación más precisa, se incluyen otras variables (Brown *et al.*, 1989; Gehring *et al.*, 2004).

Existen pocos estudios que han realizado estimaciones de BMA de lianas en bosques tropicales. Cinco de estos estudios han desarrollado ecuaciones alométricas propias. Para el Neotrópico son tres las investigaciones que emplean un método destructivo directo para crear su propia ecuación empírica (Putz, 1983; Gerwing & Farias 2000; Gehring *et al.*, 2004). El resto de estudios en Suramérica dan uso de dichas ecuaciones empíricas, o analizan los datos crudos de otros estudios para desarrollar sus ecuaciones

(e.g. Chave *et al.*, 2003; DeWalt & Chave 2004). Schnitzer *et al.* (2006) desarrolla una ecuación a partir de datos crudos ya publicados en el Neotrópico y la aplican en un bosque tropical en Borneo y en la Guyana Francesa. En Xishuangbanna, China Feng *et al.* (1998) y Lü *et al.* (2009) desarrollaron ecuaciones alométricas con trabajo de campo. La diferencia está en que Feng *et al.* (1998) utilizan diámetro y altura, mientras que Lü *et al.* (2009) utilizan el diámetro como único estimador. Zeng *et al.* (2006) utilizó la ecuación de Feng *et al.* (1998) para estimar la BMA de las lianas en el bosque de Xishuangbanna.

### 3.3.3. Fundamentos fisiológicos sobre acumulación de biomasa

El proceso por el cual las lianas, al igual que la mayoría de plantas, aumentan su biomasa, es mediante el intercambio de CO<sub>2</sub> con la atmósfera durante la fotosíntesis, para formar energía química a partir de la energía solar (Stiling, 1999; Gasparri & Manghi, 2004). La fotosíntesis se realiza en dos fases: primero es la luminosa, en la cual se obtiene ATP (adenosín trifosfato) y NADH, que servirán para que se dé acabo la fase oscura o ciclo de Calvin (Raven, 1982; Hernández, 2002). Es en la fase oscura que el CO<sub>2</sub> se reduce por la acción de un H<sup>+</sup> para forma carbohidratos ([CH<sub>2</sub>O]); en los enlaces C-C se almacena el ATP.

El proceso alterno al que recurren las plantas para producir la energía necesaria que requieren las células, y que no necesita luz directa, se llama respiración. En esta fase se convierten los carbohidratos obtenidos durante la fotosíntesis para formar ATP. El ATP que resulta de la fotosíntesis y de la respiración es utilizado por todos los tipos de células como fuente de energía, cuando se rompe el enlace entre el segundo y tercer fosfato del ATP, se libera energía y se forma ADP (adenosín difosfato) (Hernández, 2002). El total de la energía que se produce durante la fotosíntesis se entiende como producción primaria bruta (Echarri, 1998). De todas las moléculas orgánicas fabricadas en el proceso de la

fotosíntesis solo una parte pasa a formar la biomasa (energía almacenada), la otra parte de la energía se utiliza para la respiración.

Las altas concentraciones de CO<sub>2</sub> que se registran en la actualidad están aumentando la tasa de fotosíntesis en las plantas, por ende la biomasa y abundancia de los bosques también se ha incrementado, incluyendo las de las lianas (Phillips *et al.*, 2002). Claro que dicho efecto está limitado o mediado por la disponibilidad de recursos en el suelo, por la competencia entre organismos vegetales y, sobre todo, por la disponibilidad de luz (Granados & Corner, 2008; Laurance *et al.*, 2001; Avalos & Mulkey, 1999a, 1999b). Las lianas responden de distintas maneras a las variables ambientales, especialmente a la luminosidad, como en el caso de especies del género *Bauhinia* (Fabaceae), estudiadas en laboratorio, cuyas semillas fueron colectadas en el Jardín Botánico de Xishuangbanna, en estas especies se demostró el crecimiento relativo de la biomasa y el decrecimiento del área foliar en condiciones de aumento de luminosidad, mientras que en otra especie de liana del mismo género, tolerante a la sombra, no se advirtió respuesta a la luz, más bien respondió al aumento de nitrógeno en el suelo (Cai *et al.*, 2008). Un resultado similar fue observado por Avalos & Mulkey (1999b), que determinaron que en zonas ocupadas por lianas se presenta una atenuación de la luminosidad, que afecta principalmente a las plántulas y a los juveniles del género *Stigmaphyllon* (Menispermaceae), en el cual el tamaño de las hojas dependía de la disponibilidad de luz y de agua; en épocas secas las hojas reducían su área foliar y en condiciones de poca luz las hojas presentaban una alta mortalidad. Sin embargo, aunque existan variaciones bruscas de aumento o disminución de luz, las lianas presentan una gran plasticidad fenotípica para aclimatarse, realizando cambios fisiológicos y morfológicos para ajustar el aparato fotosintético a los niveles de radiación solar (Avalos & Mulkey, 1999b; Cai *et al.*, 2008).

### **3.4. OBJETIVOS**

#### **3.4.1. Objetivo general**

- Estimar el aporte de la BMA de lianas en la parcela de 50-ha del PDBY y su variación dentro de la parcela.

#### **3.4.2. Objetivos específicos**

- Examinar cuales de las ecuaciones alométricas publicadas para estimar BMA de lianas en bosques tropicales, se ajustan más para el Yasuní, y a partir de esas ecuaciones, desarrollar una ecuación alométrica promedio para el análisis de la BMA de lianas en la parcela de 50-ha del Yasuní.
- Determinar si existen diferencias en la BMA de lianas entre los hábitats topográficos más contrastantes del área en estudio: la colina y el valle, como se ha observado que existe en árboles.
- Identificar que especies y familias de lianas acumulan más BMA en el Yasuní y si hay diferencias entre colina y valle

## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1. ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en el Parque Nacional Yasuní (PNY), Amazonía oeste ecuatoriana, que se crea en 1979, en 1989 es declarado por la UNESCO Reserva de la Biósfera (Finer *et al.*, 2009). EL PNY es catalogado como bosque siempre-verde tropical lluvioso de tierras bajas (Sierra, 1999). Tiene una precipitación anual de ~3.200 mm con picos registrados en los meses de Mayo y Octubre, la temperatura fluctúa de 24–27 °C; la humedad relativa promedio mensual es de alrededor del 90% (Cañadas, 1983; Valencia *et al.*, 2004; Romero-Saltos, 2011). La superficie del PNY abarca 9.820 km<sup>2</sup> de selva primaria, excepto por la intervención petrolera que hace varios años construyó una carretera y numerosos pozos de extracción (Bass *et al.*, 2010). El PNY es también territorio de las etnias Woaorani, incluidos sus parientes no contactados, los Tagaeri y Taromenane.

El PNY es uno de los sitios más diversos del planeta en anfibios, pájaros, mamíferos y plantas vasculares, además es el único centro biogeográfico en el continente, en el que las áreas biogeográficas de alta diversidad de dichos cuatro taxa se sobrelapan (Gentry, 1991; Bass *et al.*, 2010). Las lianas integran este grupo merecidamente, ya que en el PNY se estima que existen cerca de 500 especies (Burnham, 2002), con una mayor diversidad y abundancia en áreas de tierra firme (Nabe-Nielsen, 2001; Romero-Saltos *et al.*, 2001). Las familias de lianas con mayor número de especies en Yasuní son, Fabaceae, Sapindaceae, Bignoniaceae, Malpighiaceae y Menispermaceae (Nabe-Nielsen, 2001; Romero-Saltos *et al.*, 2001; Burnham, 2002, 2004; Romero-Saltos, 2011), mientras que las especies más abundantes tanto en zonas de tierra firme como de plano inundable incluyen a *Machaerium cuspidatum*, *Combretum laxum*, *Cuervea kappleriana*, *Paragonia pyramidata*, *Tetracera volubilis*, *Celtis iguanaea*, *Clitoria pozuzoensis*, *Sciadotenia*

*toxifera*, *Petrea maynensis*, *Clitoria javitensis*, *Doliocarpus major*, *Bauhinia guianensis* y *B. rutilans* (Burnham, 2004; Romero-Saltos *et al.*, 2011). *Machaerium cuspidatum* es la especie dominante en tierra firme y plano inundable (Burnham, 2002; Romero-Saltos *et al.*, 2011).

El presente estudio se realizó en la parcela de 50-ha del Proyecto Dinámica del Bosque Yasuní (PDBY) (0°41'S, 76°24'O), que fue establecida desde 1995 como parte de una red de parcelas grandes ubicadas en varios bosques tropicales alrededor del planeta, con la finalidad de estudiar la dinámica de los árboles a través del tiempo (Valencia *et al.*, 2004). La parcela del PDBY está dividida en 50 columnas de 20×500 m, a las que se asigna un número que va del 0 al 49. Las columnas se subdividen a su vez en 25 cuadrantes de 20×20 m. La parcela está conformada casi en su totalidad por bosque de tierra firme, aunque existen zonas que se inundan temporalmente y están dominadas por palmas, como *Mauritia flexuosa* y *Astrocaryum murumuru*, entre otras. Esta parcela tiene un rango altitudinal de 215–250 m y dos hábitats topográficos diferenciados en colina (225–250 m) y valle (215–225 m) (Valencia *et al.*, 2004; Romero-Saltos, 2011).

## 4.2. DISEÑO DEL MUESTREO

Para llevar a cabo el presente estudio se utilizaron los datos de la tesis doctoral de Romero-Saltos (2011), en la cual se muestrearon las lianas de la parcela de 50-ha del PDBY en 30 cuadrantes de 20×20 m, cada uno con una separación de 100 m<sup>2</sup>. En colina se muestrearon 17 cuadrantes (1029 lianas) y en valle 13 (890 lianas), la BMA de estos hábitats topográficos fue analizada.

Los cuadrantes se ubicaron en la mitad oeste de la parcela de 50-ha, específicamente en las columnas 02, 07, 12, 17 y 22 (Figura 1). En cada 20×20 se censaron

y midieron todas las lianas  $\geq 1$  cm de diámetro, de crecimiento libre y trepando, que enraizaban dentro del cuadrante. El diámetro se midió con calibrador, a excepción de las lianas con diámetros  $\geq 5$  cm en los que se usó cinta diamétrica. El punto de medición del diámetro (PMD) se estableció según protocolos publicados por Gerwing *et al.* (2006) y Schnitzer *et al.* (2008), que en este estudio se denominó PMD “Gerwing”, además en algunas lianas se hicieron también mediciones de diámetro en la base (PMD basal). En el caso de troncos con forma no circular se midió dos o más diámetros y después se calculó la media geométrica para tener un solo valor. Todos los individuos fueron dibujados en un mapa sobre papel y marcados con placas de metal.

La pauta para determinar si se trataba de un mismo individuo de liana o de clones fue el enraizamiento. Si era evidente la conexión subterránea, aunque los ejemplares estuvieran distantes entre sí, se los consideraba como un solo individuo; si al contrario, se encontraban lianas que parecían ser el mismo individuo pero sin conexión evidente, se los trataba como especímenes independientes. En el censo se incluyó a los individuos del género *Desmoncus* (Arecaceae), que a pesar de ser una monocotiledónea trepadora, presenta un tronco leñoso.

Cada individuo que no pudo ser identificado en el campo fue colectado para su posterior determinación. En cuanto a las lianas libres, que eran difíciles de distinguir de un árbol juvenil, se procedió a colectarlas para su identificación, en el caso de ser un árbol se anuló ese registro. Las identificaciones se realizaron en los herbarios QCA, QCNE y Missouri Botanical Garden (MO), también con la colaboración de varios especialistas. Las Muestras colectadas fueron depositadas en el Herbario QCA y en el herbario de referencia del PDBY, en la Estación Científica Yasuní.

### **4.3. ANÁLISIS DE DATOS**

#### **4.3.1. Estimación de la BMA de lianas aplicando las ecuaciones alométricas publicadas**

Para cada individuo de liana censado en los 30 cuadrantes de 20×20 m se estimó la BMA utilizando las ecuaciones alométricas reportadas en la literatura (Tabla 1). Los valores obtenidos de BMA de lianas (Tabla 2), se destinaron para comparar las ecuaciones alométricas entre sí y para desarrollar una ecuación alométrica promedio. Con la finalidad de verificar si existían o no diferencias significativas entre las distribuciones de las biomásas aéreas de cada individuo de liana, estimadas con 5 ecuaciones alométricas publicadas, se realizó una prueba estadística de Kolmogorov-Smirnov para dos muestras, en la que:

$H_0$ = No existen diferencias significativas entre las distribuciones de las biomásas aéreas de lianas estimadas con las distintas ecuaciones alométricas.

Ya que la mayoría de las ecuaciones alométricas publicadas están expresadas en logaritmo natural (ln), a excepción de las ecuaciones de Putz (1983) y de Gerwing & Farias (2000) que están expresadas en  $\log_{10}$ , se igualó los resultados de BMA de dichas dos ecuaciones a ln para facilitar los análisis.

#### **4.3.2. Desarrollo de la ecuación alométrica promedio para estimar la BMA a ser analizada en este estudio**

Para comparar la BMA entre hábitats, especies y familias, se desarrolló una ecuación alométrica promedio mediante una regresión lineal entre el logaritmo natural (ln)



del diámetro de las lianas censadas y el ln del promedio de la BMA de cada individuo obtenida con las ecuaciones de Putz (1983); Gerwing & Farias (2000); Chave *et al.* (2003) y Schnitzer *et al.* (2002), donde  $D$  representa el diámetro basal:

$$BMA = 2.1084 \ln(D_{\text{basal}}) - 0.1435$$

Para aquellas lianas de las que solo se tenía el PMD “Gerwing”, se estimó el diámetro basal mediante una ecuación obtenida de la regresión lineal entre los diámetros basal y “Gerwing” de 436 individuos de los que se tenía ambas medidas (Figura 2).

$$D_{\text{basal}} = D_{\text{Gerwing}} / 0.9717$$

#### **4.3.3. Análisis a nivel de especies y familias**

La estimación con la ecuación promedio de la BMA de cada individuo, fue resumida a nivel de especies y familias, tanto en colina como en valle. Además, para analizar los patrones de BMA total con respecto a la abundancia total de especies, se catalogó a estos taxa asignándoles un rango según su valor de abundancia y de BMA. Para obtener las especies de lianas que a pesar de ser poco abundantes representaron una importante BMA, se clasificó los rangos en percentiles, el de abundancia al 0,5% y el de BMA al 0,7%. Este procedimiento se realizó para las especies de los 30 cuadrantes y entre hábitats.

## 5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 5.1. COMPARACIÓN ENTRE ECUACIONES ALOMÉTRICAS

Se realizaron dos pruebas de Kolmogorov-Smirnov (*K-S*) para evaluar el comportamiento de las 5 ecuaciones alométricas tomadas de la literatura, con las que se estimó la BMA de las lianas censadas en la parcela del PDBY (Tabla 2). En el primer análisis, que comprendió todos los individuos de este estudio (Tabla 3), se obtuvo resultados significativamente diferentes entre las biomásas estimadas con las 5 ecuaciones, es decir, que se rechazó  $H_0$ . Es posible, sin embargo, que esta conclusión no sea verdadera sino que se haya incurrido en un *Error Tipo 1*, por dos razones: (1) la aparente diferencia significativa entre las biomásas estimadas con las 5 ecuaciones, pudo deberse a la influencia de las lianas con diámetros grandes ( $\geq 10$  cm), que son escasas en la comunidad (Romero-Saltos, 2011) y por tanto no la representan; y (2) la aparente diferencia significativa entre las biomásas estimadas con las 5 ecuaciones, pudo deberse al tamaño grande de la muestra, es decir,  $N = 1919$ . Entonces, para corroborar o descartar el posible error, se volvió a correr el análisis de *K-S*, pero esta vez con la BMA de 100 individuos escogidos al azar, por diez repeticiones ( $=1000$  individuos, Tabla 4). Los resultados conseguidos no permitieron rechazar  $H_0$ , y fueron coherentes con la tendencia de las curvas de la Figura 3, coincidiendo que, entre las biomásas aéreas estimadas con las ecuaciones alométricas de Putz (1983), Gerwing & Farias (2000), Chave *et al.* (2003), y Lü *et al.* (2009) no hay diferencias significativas (Tabla 4). La excepción se evidenció en las biomásas estimadas con la ecuación de Schnitzer *et al.* (2006), que demostraron ser significativamente diferente a las estimaciones de BMA realizadas con las otras ecuaciones (Tabla 4). La ecuación alométrica de Schnitzer *et al.* (2006) fue desarrollada a partir de un importante número de datos provenientes de 5 sitios diferentes, por ese motivo el autor

argumenta en su publicación, que esta ecuación es la más adecuada para estimar BMA de lianas en bosques tropicales y para comparar dichas estimaciones con otros estudios. Sin embargo, los resultados del presente estudio demuestran lo contrario, ya que al aplicar dicha ecuación en lianas con diámetros  $>5\text{cm}$  se sobrestima la BMA (Figura 3), en cambio que al aplicar la ecuación a las lianas  $<5\text{cm}$  de diámetro, se subestima la BMA (Figura 4), estas podrían ser de las razones para que las biomasa de lianas estimadas con la ecuación de Schnitzer *et al.* (2006) sean significativamente diferentes al resto de estimaciones. Sin embargo, cuando se estima la BMA total con la ecuación de Schnitzer *et al.* (2006), el resultado es parecido al que se obtiene que con las otras ecuaciones (Tabla 2), lo más probable es que este resultado similar se obtenga porque las sobre y subestimaciones de BMA de cada individuo de liana se compensan. Continuando con el análisis de *K-S*, la distribución de las biomasa de lianas estimada con la ecuación de Gerwing & Farias (2000), fue la que más se distanció de todas las demás biomasa (Tabla 4), como se evidencia en la Figura 3 que demuestra que esta ecuación fue la que más BMA de lianas estimó en la parcela de 50-ha del PDBY (Figura 3, Tabla 2). Un resultado que llamó la atención, fue el observado entre las biomasa estimadas con las ecuaciones de Putz (1983) y la de Lü *et al.* (2009), demostrándose que, la diferencia entre las distribuciones de las biomasa estimada con las mencionadas ecuaciones fue mínima (prueba de *K-S*  $D=0.09\pm0.017$ ;  $p=0.794\pm0.182$ , Tabla 4), esto también se corrobora al observar el solapamiento de sus curvas en la Figura 4. Con todo, la similitud entre las biomasa estimada con dichas dos ecuaciones es dudosa, si se analiza el tipo de bosque de donde se obtuvieron los datos para generar las ecuaciones. Lü *et al.* (2009) realizó su trabajo de campo en un bosque de Xishuangbanna (China), en donde las características edafoclimáticas, y de estructura y composición florística (Zheng *et al.*, 2006) son diferentes que en Río Negro (Venezuela), sitio donde Putz (1983) obtuvo su ecuación, por

lo tanto se esperarían ecuaciones que realicen estimaciones diferentes de BMA si se aplican a un mismo set de datos. Por consiguiente, los resultados obtenidos en el presente estudio sugieren que la ecuación de Lü *et al.* (2004) es básicamente la misma que la desarrollada por Putz (1983), solo que expresada matemáticamente de otra manera.

En los análisis no se incluyó la ecuación de Gehring *et al.* (2004), debido a que cuando se aplicó en las lianas del presente estudio, se obtuvo una subestimación considerable de la BMA de lianas.

## **5.2. BMA TOTAL: PATRONES GENERALES Y COMPARACIONES CON OTROS ESTUDIOS**

La BMA de lianas estimada con la ecuación (1), fue de  $15.02 \text{ t ha}^{-1}$ , que sumada a la BMA de árboles ( $273 \text{ t ha}^{-1}$ ) estimada por Valencia *et al.*, 2009, representó el 5.2% de la BMA total en la parcela de 50-ha (Tabla 2). La contribución de la BMA de lianas obtenida en el presente estudio, fue similar al 5% reportado para bosques tropicales en Suramérica (Putz, 1983; Hegarty & Caballe, 1991). Sin embargo, esta contribución de las lianas puede fluctuar dependiendo del tipo de bosque, las alteraciones naturales o antropogénicas y la disponibilidad de  $\text{CO}_2$  (Phillips *et al.*, 2002; Cai *et al.*, 2008; Granados & Körner, 2008).

En un bosque de tierra firme de la Amazonía venezolana, el porcentaje y la BMA de lianas fue muy similar a los estimados en este estudio (Tabla 5) (Putz, 1983), a pesar de que el bosque de Río Negro tiene un suelo relativamente pobre en nutrientes (Oxisol) y una menor riqueza de especies de lianas (45 spp. en 20 ha), en comparación con el Yasuní que presenta un suelo Ultisol con el pH levemente ácido, rico en Fe y Al, además de una mayor riqueza de especies de lianas (200 spp. en 1.2 ha) (Putz, 1983; Valencia *et al.*, 2004; Romero-Saltos, 2011). Asumiendo que dichos factores influyen en la BMA de lianas, la riqueza del suelo y la diversidad de las especies de lianas parecen no tener efecto entre la BMA del Yasuní y del bosque de Río Negro. Algo parecido se demostró entre los bosques

de Barro Colorado-Panamá; KM41-Brasil y la Selva-Bolivia, que no tuvieron diferencias significativas en la estructura y BMA de lianas, a pesar de sus diferencias en el tipo de suelo (Chave *et al.*, 2004). No obstante, otros estudios afirman que el pH ácido del suelo es estimulante para el crecimiento de las lianas, especialmente en las de sucesión temprana, es decir que las trepadoras generalmente colonizan fragmentos de tierra ricos en nutrientes mucho más rápido y con mucho menos inversión en la biomasa de la raíz que los árboles (Granados & Körner, 2008; Laurance *et al.*, 2001).

Un porcentaje de BMA de lianas, de más del doble que el estimado en esta investigación, fue obtenido en un bosque de la Amazonía este de Brasil (Tabla 5) (Gerwing & Farias, 2000). Los autores dedujeron que este porcentaje relativamente alto de BMA podría relacionarse con disturbios pasados, ya que constataron un tamaño mediano del dosel en algunas de los cuadrantes censados, que ocurre como consecuencia de la competencia de árboles con la alta abundancia de lianas, o por tratarse de un bosque en sucesión (Nabe-Nielsen, 2000; Schnitzer & Carson, 2001; Avalos *et al.*, 2007), no obstante, los autores no encontraron evidencias claras de tales eventos. Abría que corroborar si los altos valores de BMA estimados por Gerwing & Farias (2000) se acercan o no a la realidad. Por lo pronto, lo que se puede hacer es relacionar estos resultados con otros estudios similares, como el realizado en un bosque de Manaus en Brasil, donde se investigó mediante varios censos en 61 cuadrantes de 1 ha, que la BMA de lianas, estimada con la ecuación de Putz (1983) fue de  $3,7 \text{ t ha}^{-1}$  en bosque maduro, e incrementó hasta  $12,3 \text{ t ha}^{-1}$  en bosque fragmentado (Laurance *et al.*, 2001), lejos de los valores en el bosque de Paragonimas. Entonces, se especula que las  $43 \text{ t ha}^{-1}$  estimadas en Brasil por Gerwing & Farias (2000), son una sobrestimación causada por los parámetros de la misma ecuación que ellos desarrollaron. Apoyan esta aseveración los resultados obtenidos en el presente estudio, ya que cuando se utilizó la ecuación de Gerwing & Farias (2000) en las 1919

lianas de este estudio, la BMA fue de más del doble que la obtenida con la ecuación de Putz (1983) y con las demás ecuaciones (Tabla 2).

Antes de comparar la BMA de lianas obtenida en este estudio con la de la Isla de Barro Colorado (IBC), se debe recalcar que la BMA de lianas en mencionado lugar, fue estimada por Chave *et al.* (2003) y por DeWalt & Chave (2004). En la primera investigación se obtiene una BMA  $10 \text{ t ha}^{-1}$  menos que en el segundo estudio, empero haber empleado la misma ecuación alométrica (Tabla 1). Se puede suponer que estos dos estudios muestran resultados distintos por el tipo de metodología que usaron (Tabla 5), ya que según Schnitzer *et al.*, 2006, se obtiene un mayor número de genets de lianas de un transecto que de un cuadrante, igualmente, se estima más BMA a partir de individuos con diámetros  $\geq 0,5 \text{ cm}$  que de diámetros  $\geq 1 \text{ cm}$ . Por motivo de las biomásas aéreas disímiles que se han estimado en la IBC, se hace difícil la comparación con la BMA obtenida en este estudio, lo que queda por concluir es que el aporte de la BMA de lianas en el Yasuní es distinta al aporte de la BMA de lianas en la isla de Panamá, y sin tener evidencias claras de porque estas diferencias, se podría deducir que se deben a las condiciones ambientales heterogéneas entre ambos bosques, entre ellas, la precipitación (2,600 mm en IBC; 3,200 mm en Yasuní), la composición del suelo (Oxisol y Alfisol en IBC; Ultisol en Yasuní), la temperatura (23–30 °C en IBC y de 24–27°C en Yasuní) (Chave *et al.*, 2003; Romero-Saltos, 2011). También podría especular que las diferencias en BMA de lianas se deben a que en la IBC el bosque es parcialmente deciduo, el Yasuní no presenta esta característica, o porque la dinámica de los árboles en el Yasuní registró una mortalidad anual de  $6,1 \text{ t ha}^{-1}$  (2,41% anual), especialmente de individuos  $< 10 \text{ cm}$  de DAP, mientras que en la IBC la mortalidad relativa de árboles es del 2% anual y el crecimiento relativo es menor que en el Yasuní, es decir, que en la IBC hay más abundancia de árboles con DAP  $> 10 \text{ cm}$ . (Condit *et al.*, 2004; Valencia *et al.*, 2009).

Si se compara la BMA de los bosques tropicales de Suramérica con la de los bosque tropicales en China, se ha registrado una menor abundancia y BMA de lianas en Xishuangbanna, (Zheng *et al.*, 2006; Lü *et al.*, 2009) (Tabla 5). Estos autores concluyen que la baja BMA de lianas, con respecto a otros bosques tropicales, tiene sentido debido a que este bosque está en una zona de transición, es decir que las condiciones ambientales empiezan a cambiar a las de un bosque subtropical (Lü *et al.*, 2009). Además, el bosque de Xishuangbanna tiene árboles muy grandes, que sobrepasan los 100 cm de dap, con una BMA similar a la de los árboles en los trópicos de Asia y América, esto debido a la poca fuerza del viento, lo que sería otra posible causa de la baja densidad de lianas en esta región (Zheng *et al.*, 2006; Lü *et al.*, 2009).

Los valores de la BMA de lianas en bosques tropicales, contrastan con la contribución generalmente significativa de las lianas a la biomasa de hojarasca, que es de ~40% en bosques tropicales no disturbados (Phillips *et al.*, 2002). Por ejemplo, en el noreste de Gabon se encontró que las lianas aportaban 36–40% de la biomasa total de hojarasca (Hladik, 1974). Asimismo, se encontró en un bosque subtropical australiano que las lianas contribuían entre el 16–40% de la biomasa de hojarasca (Hegarty & Caballé, 1991). Los porcentajes indicados son coherentes debido a que la biomasa de hojas lianas puede ser 10 veces mayor que la de un árbol con un diámetro similar, y que el área foliar de una liana aumenta más rápido que su área basal, porque las lianas no requieren de fustes muy robustos para alcanzar el dosel (Putz, 1983; Gentry, 1991; Engel *et al.*, 1998; Avalos *et al.*, 2007).

No es muy factible realizar un análisis comparativo de los estudios que han desarrollado ecuaciones alométricas y realizado estimaciones de BMA de lianas en bosques tropicales. En cada publicación los métodos para censar y medir lianas son diferentes. En algunas investigaciones se emplean transectos en otras cuadrantes. El PMD

se mide según distintos criterios, que a su vez ocasionan que varíe la densidad, el área basal y la biomasa de las lianas (Gehring *et al.*, 2004; Lindell *et al.*, 2007; Lü *et al.*, 2009). Por lo tanto, los resultados son aproximaciones y en ciertos casos errores de estimación. Por ejemplo, cuando se mide una liana a más de 20 cm desde la raíz aumenta también el área basal promedio que si se mide a más de 1,30 cm desde la raíz (Schnitzer *et al.*, 2006). Se obtendrían estimaciones más precisas si se aplicara una ecuación alométrica desarrollada en el área destinada al estudio, o por lo menos generada en un bosque de características similares. Pero como se señaló anteriormente, el costo del trabajo de muestreo para crear ecuaciones alométricas empíricas es alto, y es una de las razones de que existan pocas. Para citar un caso de estudios que aplican ecuaciones alométricas para estimación de BMA de lianas, generadas en un bosque de características distintas al bosque a analizar, se hará referencia al trabajo de Lindell *et al.* (2007), que se llevó a cabo en un bosque tropical australiano de Queensland, en cuya ejecución se aplicaron las ecuaciones alométricas para estimación de BMA de lianas, de Putz (1983), Gerwing & Farias (2000) y Chave *et al.* (2003) obteniendo una BMA de lianas de 28 t ha<sup>-1</sup> (10%), 47 t ha<sup>-1</sup> (17%) y 37 t ha<sup>-1</sup> (14%) respectivamente, más BMA de lianas que en los bosques de Suramérica, a pesar de que el bosque de Queensland tiene una menor densidad y diversidad de lianas (11 spp). Aquí se expone claramente un ejemplo de error de estimación, que los mismos autores reconocen, aunque lo atribuyen a un posible doble conteo de individuos, pero que más bien podría deberse a las ecuaciones alométricas que se emplearon, ya que fueron desarrolladas en bosque tropicales de Suramérica. Por esta y otras razones sería de mucha utilidad que se generaran más ecuaciones alométricas empíricas para estimación de BMA de lianas, que den resultados más precisos, y así conocer el verdadero aporte de las lianas como reservorios de carbono y por lo tanto como captadoras de CO<sub>2</sub> en cada bosque.



### 5.3. VARIACIÓN DE LA BMA EN FUNCIÓN DE LA TOPOGRAFÍA: ANÁLISIS EN COLINA Y VALLE

Si bien las características físicas y ambientales para el establecimiento y desarrollo de lianas, aparentan ser heterogéneas entre los hábitats topográficos de colina y valle, la BMA de las trepadoras leñosas estimada en este estudio, no presenta diferencias significativas entre estos dos hábitats (Prueba de Mann-Witney,  $U=77$   $p=0,1672$ ; Figura 5). En colina la BMA de lianas estimada fue de  $7,44 \text{ t ha}^{-1}$  y en el valle fue de  $7,58 \text{ t ha}^{-1}$ . Asimismo, la distribución del tamaño de los diámetros de las lianas no varía de un hábitat a otro (Romero-Saltos, 2011). Tampoco la BMA de lianas respondió al patrón de la BMA de árboles en la parcela del PDBY, que fue significativamente diferente entre colina y valle, comprendiendo la colina 35% más BMA de árboles que en el valle, además los árboles en la colina registraron un menor deceso, por lo que tienen diámetros y alturas mayores, en cambio en el valle la mortalidad y el crecimiento relativo de los árboles es mayor que en la colina (Valencia *et al.*, 2004). Según mencionadas características, se esperaría una mayor densidad de lianas en el valle, porque es más dinámico (Hegarty & Caballé, 1991; Pérez-Salicrup *et al.*, 2001), pero no es así. También se esperaría lianas con diámetros más grandes en la colina que en el valle, por ser menor la formación de claros y mayor el número de árboles maduros, pero tampoco es así. Varias investigaciones sostienen que cuando se generan claros las lianas incrementan su biomasa temporalmente debido a las condiciones favorables durante la etapa de sucesión, que beneficia la germinación de semillas de lianas inactivas, el crecimiento de plántulas de lianas anteriormente suprimidas, la proliferación vegetativa desenfrenada de las lianas que caen desde el dosel, y la invasión de ramas de lianas que provienen del estrato medio arbóreo en busca de luz (Schnitzer *et al.*, 2000; Capers *et al.*, 2005; Putz, 2013). Ahora bien, refiriéndose a los resultados del presente estudio y tomando en cuenta la influencia de los claros sobre la densidad de las

lianas, se infiere que la BMA estimada en la presente investigación se mantiene similar entre colina y valle en parte por la dinámica de los árboles. Explicándolo de otra manera, cuando en la colina un árbol  $<30$  cm de DAP cae forma un claro de tamaño importante, que favorecería la colonización y establecimiento de muchas lianas, aunque dicho evento ocurra con poca frecuencia. En cambio en el valle, a pesar de ser más frecuente la mortalidad de árboles estos son DAP  $<30$  cm, por lo que no llegan a formar claros de tamaño considerable. En resumen, se conjetura que la frecuencia y el tamaño del DAP en la mortalidad de los árboles, tanto en colina como en valle, estarían manteniendo una densidad y BMA de lianas similar entre estos dos hábitats. No obstante, también podría darse el caso de que la estructura delgada de las lianas haga que no cambie la BMA en una zona madura del bosque con respecto a zonas alteradas, como se corroboró en un bosque de tierras bajas en Panamá, en donde, debido a lo delgado de los tallos de las lianas y a pesar de que algunos individuos puedan llegar a desarrollarse bastante, la BMA de lianas en los claros tendió a permanecer constante con respecto a la biomasa total del bosque (DeWalt *et al.*, 2000). Asimismo la similitud en los valores de BMA de lianas entre bosque maduro y bosque alterado, puede deberse a que en bosques no alterados también hay pocos individuos de lianas de diámetros grandes (Gentry, 1991; Romero-Saltos, 2011).

#### **5.4. VARIACIÓN DE LA BMA SEGÚN GRUPOS TAXONÓMICOS: ANÁLISIS A NIVEL DE ESPECIES Y FAMILIAS Y ENTRE HÁBITATS**

Los datos analizados de la presente investigación indican que, las especies de lianas más abundantes en las 1,2 ha muestreadas, también son las especies con mayor BMA. Encabezando la lista constan, *Combretum laxum* y *Machaerium cuspidatum*, seguidas de 18 especies, que en su mayoría pertenecen a las familias Fabaceae, Celastraceae y Dilleniaceae (Tabla 6). Las especies *C. laxum* y *M. cuspidatum* figuran entre las más abundantes para el Yasuní (Nabe-Nielsen, 2000; Burnham, 2002). Parte de la alta

abundancia de estas especies se debe a su desarrollada capacidad de regeneración vegetativa (Burham, 2004). En el caso de *M. cuspidatum*, su habilidad para combinar la tolerancia a la sombra de sus semillas con una alta tasa de crecimiento en áreas de mucha luz, es crucial para haber llegado a ser la liana más exitosa del Yasuní (Nabe-Nielsen, 2002). En colina como en valle las especies con mayor BMA fueron, *C. laxum* (29,8% colina y 11,15% valle) y *M. cuspidatum* (11,4 % colina y 7,2% valle) (Tabla 6). En colina, *Dioclea ucayalina*, *Petrea maynensis*, *Cuervea kappleriana* y *Tontelea fuliginea* fueron las especies con más alta BMA y con preferencia por este hábitat, mientras que las especies *Doliocarpus dentatus*, *Piptadenia anolidurus* y *Mansoa verrucifera* prefirieron el valle y fueron la quinta, sexta y séptima especie con más alta en BMA, respectivamente (Tabla 6).

En determinados estudios de BMA de lianas realizados en bosques tropicales de Suramérica, algunas de las especies de lianas más comunes coinciden con especies muestreadas en la presente investigación. Con Río Negro, Venezuela se comparten *Abuta rufescens*, *Cayaponia coriaceae*, *Doliocarpus dentatus*, *Coccoloba* sp., *Gnetum nodiflorum* (Putz, 1983). Con Paragonimas, Brasil *Bauhinia guianensis*, *Adenocalymna* sp., *Memora bracteosa*, *M. schomburgkii* y *Serjania tenuifolia* (Gerwing & Farias 2000). Con Presidente Figueiredo, Brasil, los géneros *Machaerium*, *Clitoria*, *Bauhinia*, *Pseudoconnarus*, *Davilla*, *Strychnos*, *Rourea*, entre otras.

En China también se comparten géneros de lianas con el Yasuní, por ejemplo, en el presente estudio se registraron las lianas *Byttneria asterotricha*, *Combretum laxum*, *Strychnos mitscherlichii*, *S. ramentifera* y *S. jobertiana*, mientras que en Xishuangbanna las especies con mayor BMA fueron, *Byttneria grandifolia*, *Combretum yunnanensis* *Strychnos wallichiana*, *S. cathayensis* y *S. nítida* (Zheng *et al.*, 2006; Lü *et al.*, 2009).

A nivel de familia, la mayor BMA total se estimó en Combretaceae y Fabaceae, en colina fue Fabaceae y en valle Combretaceae (Tabla 7). A pesar de que Fabaceae registró

el mayor número de individuos de lianas en los 30 cuadrantes muestreados, Combretaceae le superó en BMA, posiblemente por un par de individuos de *C. laxum* que midieron 18 y 32 cm de diámetro, respectivamente. La familia Dilleniaceae tuvo una mayor BMA que Sapindaceae y Celastraceae, a pesar de que Dilleniaceae fue 5–4 veces menos abundante. La alta BMA en Dilleniaceae podría suponerse porque algunas de las lianas de esta familia alcanzan diámetros entre 5–12 cm en este estudio. Las familias Celastraceae (10 spp.), Bignoniaceae (17 spp.) y Sapindaceae (23 spp.) registraron una alta abundancia, incluso mayor que Combretaceae, pero debido a lo delgado de sus tallos, no alcanzaron una alta BMA (Tabla 7). En la mayoría de los estudios de estimación de BMA lianas, la familia Fabaceae es la más o una de las más abundante y diversa (Schnitzer *et al.*, 2004; Gehring *et al.*, 2004; Lü *et al.*, 2009). También son importantes en BMA las familias Bignoniaceae, Celastraceae, Sapindaceae, Menispermaceae, no solo en Suramérica sino también en otros continentes (Gentry, 1991). Por ejemplo, las familias más representativas en el bosque de Xishuangbanna fueron Fabaceae (14 spp.), Loganiaceae, Annonaceae, Apocynaceae y Rhamnaceae. (Lü *et al.*, 2009). En los bosques del oeste africano, las familias de lianas dominantes son Fabaceae, Rubiaceae, Asclepiadaceae, Apocynaceae, Celastraceae, Connaraceae, Menispermaceae y Convolvulaceae (Bongers *et al.*, 2005).

#### **5.4.1. Relación de la BMA de las especies de lianas con su abundancia en colina y valle**

Algunas de las especies de lianas relativamente raras analizadas en la presente investigación se catalogaron como raras, registraron una alta BMA a pesar de ser poco abundantes. Tal fue el caso de *Dicranostyles ampla*, que en colina registró un solo individuo y sin embargo representó el 1,5 % de la BMA total (Figura 6). En el valle ocurre un caso particular, y es que la mayoría de las especies de lianas raras pertenecen a la familia Fabaceae (Figura 7). Como no se han realizado análisis de la diferencia

biogeoquímica entre estos dos hábitats, no se puede aseverar el hecho de que los individuos de Fabaceae alcancen diámetros importantes por causa de determinados características en el suelo del valle. Se podría especular que, en el valle hay una mayor concentración de nutrientes que podrían favorecer el establecimiento de las lianas, en especial de las leguminosas, y que en la colina, debido a su topografía, cada vez que llueve se lavan los minerales y nutrientes del suelo hacia el valle. También se podría teorizar sobre la influencia de la dinámica de los árboles en la composición florística de las lianas en colina y valle, ya que al tratarse el valle de un sitio con mayor mortalidad de árboles (Valencia *et al.*, 2009), se podrían estar beneficiando las especies de Fabaceae, ya sea por un tipo de adaptación como pioneras, o por simple probabilidad, ya que Fabaceae es una de las familias más abundantes en el Yasuní y de las que registran el mayor número de especies en este estudio (19 spp.) (Burnham, 2002; Nabe-Nielsen, 2001; Romero-Saltos, 2011).

## 6. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

La mayoría de las ecuaciones alométricas analizadas en el presente estudio ofrecen resultados similares, por lo tanto, cualquiera de estas ecuaciones puede aplicarse para estimar BMA de lianas en bosques tropicales amazónicos. Sin embargo, si se requiere estimaciones más precisas, se recomienda desarrollar ecuaciones alométricas en el mismo sitio de estudio, o también se puede emplear una ecuación que haya sido generada en un bosque de características similares al sitio a analizar.

La contribución de las lianas a la BMA total del bosque fue del 5,2%, un valor análogo al 5% reportado para BMA de lianas en bosques tropicales de Suramérica. Tomando en cuenta que el aporte de lianas a la BMA puede variar según el método de muestreo empleado, para poder comparar entre estudios, se recomienda usar un único protocolo de muestreo para estimar BMA de lianas.

La BMA de lianas en la parcela de 50-ha del PDBY, no fue significativamente diferente entre los hábitats topográficos de colina y de valle. No obstante, si se encontraron especies de lianas con una importante dominancia de BMA y que tuvieron preferencia por la colina o por el valle.

Conocer la BMA de lianas en el Yasuní confiere una idea de cuánto carbono están acumulando las lianas en este bosque ( $\sim 7,5 \text{ t ha}^{-1}$ ), lo que resalta la función de las lianas como reservorio de carbono y como captadoras y mitigadoras de las emisiones de  $\text{CO}_2$ .

## 7. LITERATURA CITADA

Acosta-Mireles, M., Vargas-Hernández, J., Velázquez-Martínez, A., Etchevers-Barra, D. 2002. Estimación de la Biomasa aérea mediante el uso de relaciones alométricas en seis especies arbóreas en Oaxaca, México. *Agrociencia* 36(6): 725-736.

Allen, B.P., Pauley, E.F. & Sharitz, R.R. 1997. Hurricane impacts on liana populations in an old-growth southeastern bottomland forest. *Journal of the Torrey Botanical Society* 124: 34-42.

Alvira, D., Putz, F.E. & Fredericksen, T.S. 2004. Liana loads and post-logging densities after liana cutting in a lowland forest in Bolivia. *Forest Ecology and Management* 190: 73-86.

Appanah, S., Gentry, A.H. & LaFrankie, J.V., 1992. Liana diversity and species richness of Malaysian forest. *Journal of Tropical Forest Science* 6(2): 116-123.

Avalos, G. & Mulkey, S.S. 1999a. Seasonal changes in liana cover in the canopy of a neotropical dry forest. *Biotropica* 31: 186-191.

Avalos, G. & Mulkey, S.S. 1999b. Photosynthetic acclimation of the liana *Stigmaphyllon lindenianum* to light changes in a tropical dry forest canopy. *Oecologia* 120:475-484.

Avalos, G., Mulkey, S.S. & Kitajama K. 1999. Leaf optical properties of trees and lianas in the outer canopy of a tropical dry forest. *Biotropica* 31: 517-520.

Avalos, G., Mulkey, S.S., Kitajama, K. & Wright, J. 2007. Colonization strategies of two liana species in a tropical dry forest canopy. *Biotropica* 39: 393-399

Babweteera, F. Plumptre, A. & Obua, J. 2000. Effect of gap size and age on climber abundance and diversity in Budongo Forest Reserve, Uganda. *African Journal Ecology* 38: 230-237.

Bass, M.S., Finer, M., Jenkins, C.N., Kreft, H., Cisneros-Heredia, F., McCracken, S.F., Pitman, N., English P., Swing, K., Villa, G., Di Fiore, A., Voigt & C., Kunz, T. 2010. Global conservation significance of Ecuador's Yasuní National Park. *Plos One* 5:1-21.

Blüthgen, N. & Fielder, K. 2002. Interactions between weaver *Oecophylla smaragdina*, homopterans, trees and lianas in an Australian rain forest canopy. *Ecology* 71: 793-801.

Bongers, F., Schnitzer, S.A. & Traore, D. 2002. The importance of lianas and consequences for forest management in West Africa. *Bioterre* 59-70.

Bongers, F., Parren, M.P.E. & Traoré. 2005. Forest Climbing Plants of West Africa: Diversity, Ecology and Management. (Bongers & M P E Parren, eds) Wageningen University, The Netherlands and D Traore, University of Cocody, Cote d'Ivoire, pp. 288.

- Brown, S. & Lugo, A. E. 1992. Aboveground biomass estimates for tropical moist forest of the Brazilian Amazon. *Interciencia* 17(1): 8-18.
- Brown, S., Gillespie, J. R. & Lugo, A. E. 1989. Biomass estimation methods with applications to forest inventory data. *Forest Science* 35 (4): 881-902.
- Burnham, R. J. 2002. Dominance, diversity and distribution of lianas in Yasuní, Ecuador: who is on top?. *Journal of Tropical Ecology* 18: 845-864.
- Burnham, R. J., 2004. Alpha and beta diversity of lianas in Yasuní, Ecuador. *Forest Ecology and Management* 190: 43-55.
- Cai, Z.-Q., Poorter, L., Han, Q. & Bongers F. 2008. Effects of light and nutrients on seedling of tropical *Bauhinia* lianas and trees. *Tree Physiology* 28: 1277-1285.
- Cañadas, L. 1983. El mapa bioclimático y ecológico del Ecuador. Banco Central del Ecuador. Quito, Ecuador.
- Capers, R., Chazdon, R., Redondo, A. & Vilchez, B. 2005. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forest. *Journal of Ecology* 93: 1071-1084.
- Chave, J., Condit, R., Lao, S., Caspersen, J., Foster, R. & Hubbell, S. 2003. Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census plot in Panama. *Journal of Ecology* 91, 240-252.
- Chittibabu, C.V. & Parthasarathy, N. 2001. Liana diversity and host relationships in a tropical evergreen forest in the Indian Eastern Ghats. *Ecological Research* 16: 519-129
- Clark, D. & Clark, D. 1990. Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rican tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology* 6: 321-331.
- Condit, R., Ashton, P.S., Manokaran, N., LaFrankie, J.V., Hubbell, S.P. & Foster, R.B. 1999. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: comparing two 50 ha plots. *Proceedings of the Royal Society of London* 354: 1739-1748.
- Condit, R., Hubbell, S. P. & Foster, R. B. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65: 419-439.
- DeWalt, S.J., Schnitzer, S.A., Denslow, J.S. 2000. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 1-19.
- DeWalt, S.J. & Chave, J., 2004. Structure and biomass of four lowland neotropical forests. *Biotropica* 36: 7-19.



Duque, A.J., J.F. Duivenvoorden, M. Sánchez, J. Cavelier, H. Romero-Saltos, R. Valencia, M.J. Macía, C. Grández, & A. García. 2004. Diversity and composition of woody lianas in NW Amazonia. P. 69–84 en *Plant diversity scaled by growth forms along spatial and environmental gradients: A study in the rain forests of NW Amazonia*. Tesis de Ph.D (Chapter 6). Universidad de Amsterdam y TROPENBOS Internacional, Amsterdam, Holanda.

Echarri, L.P. 1998. Ciencias de la Tierra y del Medio Ambiente [en línea]. Ed. Teide. [Consulta 9 de Junio del 2012].  
<<http://www.tecnun.es/asignaturas/Ecologia/Hipertexto/04Ecosis/110ProPri.htm>>

Engel, V.L., Fonseca, R.C. & Oliveira R.E. 1998. Ecología de lianas e o manejo de fragmentos florestais. *Série Técnica IPEF*. 12: 43-64.

Feng, Z., Z. Zheng, J. Zhang, M. Cao, L. Sha, & D.J. Deng. 1998. Biomass and its allocation of a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna. *Acta Phytoecologica Sinica* 22: 481–488 (en chino con resumen en inglés).

Finer, M., Vijay, V., Ponce, F., Jenkins, C.N., & Kahn, T.R. 2009. Ecuador's Yasuní Biosphere Reserve: a brief modern history and conservation challenges. *Environmental Research Letters* 4: 1-15.

Fisher, J. B. & Ewers, F. W. 1991. Structural responses to stem injury in vines. En: *The Biology of Vines*. (F.E. Putz & H.A. Money, eds). pp. 99-124.

Garcia, T. & Nepstad D. 2001. Contribution of vines to the evapotranspiration of secondary forest eastern Amazonia. *Plant and Soil* 236: 155-163.

Gehring, C., Park, S., Denich, M. 2004. Liana allometric biomass equation for Amazonian primary and secondary forest. *Forest Ecology Management* 195: 96-83.

Gentry, A.H. 1991. The Distribution and evolution of climbing plants. En: *The Biology of Vines*. (F.E. Putz and H.A. Money, eds). pp. 3-42.

Gerwing, J.J., Schnitzer, S.A., Burnham, R.J., Bongers, F., Chave, J., DeWalt, S., Ewango, C.E., Foster, R., Kenfack, D., Martínez-Ramos, M., Parren, M., Parthasarathy, M., Pérez-Salicrup, D., Putz, F. E. & Duncan W.T., 2006. A standard protocol for liana censuses. *Biotropica* 38: 256–261.

Gerwing, J.J. & Farias D.L. 2000. Integrating liana abundance and forest stature into an estimate of total aboveground biomass for an eastern Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 327-335.

Granados, J. & Corner, C. 2008. Respuesta de las selvas tropicales al incremento de CO<sub>2</sub> en la atmósfera. *Revista Forestal Iberoamericana* 1(1): 62-70.

Hegarty, E.E., 1990. Leaf life-span and leafing phenology of lianas and associated trees during a rainforest succession. *Journal of Ecology* 78: 300–312.

- Hegarty, E.E. & Caballé, G. 1991. Distribution and abundances of vines in forest communities. En: The biology of vines. (F.E.Putz and H.A. Money, eds). pp. 313-336.
- Hernández, R. 2002. Fotosíntesis. Libro botánica on line. [en línea]. [Consulta 12 de Junio del 2012]. <<http://www.forest.ula.ve/~rubenhg/fotosintesis/>>.
- Hladik, A., 1974. Importance des lianes dans la production foliaire de la forêt équatoriale du Nord-Est du Gabon. *Comptes Rendus de l'Académie de Sciences* 278: 2527–2530.
- Jørgensen, P.M. & León-Yáñez, S. 1999. Catalogue of the vascular plants of Ecuador.
- Laurance, W.F., Pérez-Salicrup, D., Delamônica, P., Fearnside, P.M., D'Angelo, S., Jerzolinski, Pohl, L. & Lovejoy, T.E. 2001. Rain forest fragmentation and the structure of amazonian liana. *Ecology* 82(1): 105-116.
- Liddell, M. J., Nieullet, N., Campoe, O. C & Freiberg, M. 2007. Assessing the above- ground biomass of a complex tropical rainforest using a canopy crane. *Austral Ecology* 32: 43–58.
- Montaño, M. & Sandoval, L. 2007. Contaminación atmosférica y salud. *Elementos: Ciencia y cultura*. 14 (65): 29-33.
- Muthuramkumar, S. & Parthasarathy, N. 2000. Alpha diversity of lianas in a tropical evergreen forest in the Anamalais, Western Ghats, India.. *Diversity and Distributions* 6: 1-14.
- Nabe-Nielsen, J. 2000. Liana community and population ecology in a Neotropical Rain Forest. Tesis de Ph. D. University of Aarhus, Denmark.
- Nabe-Nielsen, J. 2001. Diversity and distribution of lianas in a Neotropical rain forest, Yasuní National Park, Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 17: 1–19.
- Nabe-Nielsen, J. 2002. Growth and mortality rates of the liana *Machaerium cuspidatum* in relation to light and topographic position. *Biotropica* 34 (2): 319-322.
- Oliveira-Filho, A., Curi, N., Vilela, E. A. & Carvalho, D. A., 1998. Effects of canopy gaps, topography and soils on the distribution of woody species in a central Brazilian deciduous dry forest. *Biotropica* 30: 362-375.
- Phillips, O.L., Vásquez, M.R., Arroyo, L., Baker, T.R., Killeen, T., Lewis, L.L., Malhi, Y., Monteagudo, A.M., Neill, D. Núñez, P.V., Alexiades, M., Cerón, C. Di Fiore, A., Erwin, T. Jardim, A. Palacios, W., Saldias, M. & Vicenti, B. 2002. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forest. *Nature* 418: 770 – 774.
- Putz, F.E., 1983. Liana biomass and leaf area of a 'Tierra Firme' forest in the Rio Negro Basin, Venezuela. *Biotropica* 15: 185–189.
- Putz, F.E. 1990. Liana stem diameter growth and mortality rates on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 22: 103-105.

Putz, F.E. & Mooney, H.A. 1992. The Biology of Vines, eds. Cambridge. University Press, New York. pp 526

Putz, F.E. 2013. Vine Ecology. ECOLOGY.INFO 24 [en línea]. [Consulta 23 de Mayo del 2013] <<http://www.ecology.info/vines.htm>>

Ramos Castellanos P., 2008. Energías y cambio climático: XII Jornadas Ambientales. Ediciones Universidad de Salamanca y los autores. 1ª Edición. España. pp 417.

Raven, P., Evert, R. & Curtis, 1982. Biology of Plants. Third Edition. Worth Publishers, inc. pp. 686. U.S.A.

Romero-Saltos H., Valencia R., & Macía M. J. (2001) Patrones de diversidad, distribución y rareza de plantas leñosas en el Parque Nacional Yasuní y la Reserva Étnica Huaorani, Amazonía ecuatoriana. En: Evaluación de recursos vegetales no maderables en la Amazonía noroccidental (J. F. Duivenvoorden, H. Balslev, J. Cavelier, C. Grández, H. Tuomisto, & R. Valencia, eds.), pp. 131–162. IBED, Universiteit van Amsterdam, Amsterdam. ISBN: 90-76894-02-7.

Romero-Saltos, H. 2011. Community and functional ecology of lianas in the Yasuní forest dynamics plot, amazonian Ecuador. Ph.D. dissertation, University of Miami, Miami, USA.

Schnitzer, S.A., Rutishauser S. & Aguilar, S. 2008. Supplemental protocol for liana censuses. *Forest Ecology and Management* 255: 1044-1049.

Schnitzer, S.A., DeWalt, S. & Chave, J. 2006. Censusing and measuring lianas: a quantitative comparison of the common methods. *Biotropica* 38(5): 581-591.

Schnitzer, S.A. & Bongers, F., 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 223–230.

Schnitzer, S.A. & Carson, W.P., 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82: 913–919.

Schnitzer, S.A., Dalling J.W. & Carson, W.P., 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology* 88: 655–666.

Sridhar, M. & Parthasarathy, N. 2006. Liana diversity and distribution on host trees in four inland tropical dry evergreen forests of peninsular India. *Tropical Ecology*. 47(1): 109 -123.

Senbeta, F., Schmitt, C., Denich, V., Demissew, E., Vlek, P., Preisinger, Woldemariam, T. & Teketay. 2005. The diversity and distribution of lianas in the afro-montane rain forests of Ethiopia *Diversity and Distributions*. 11: 443– 452.

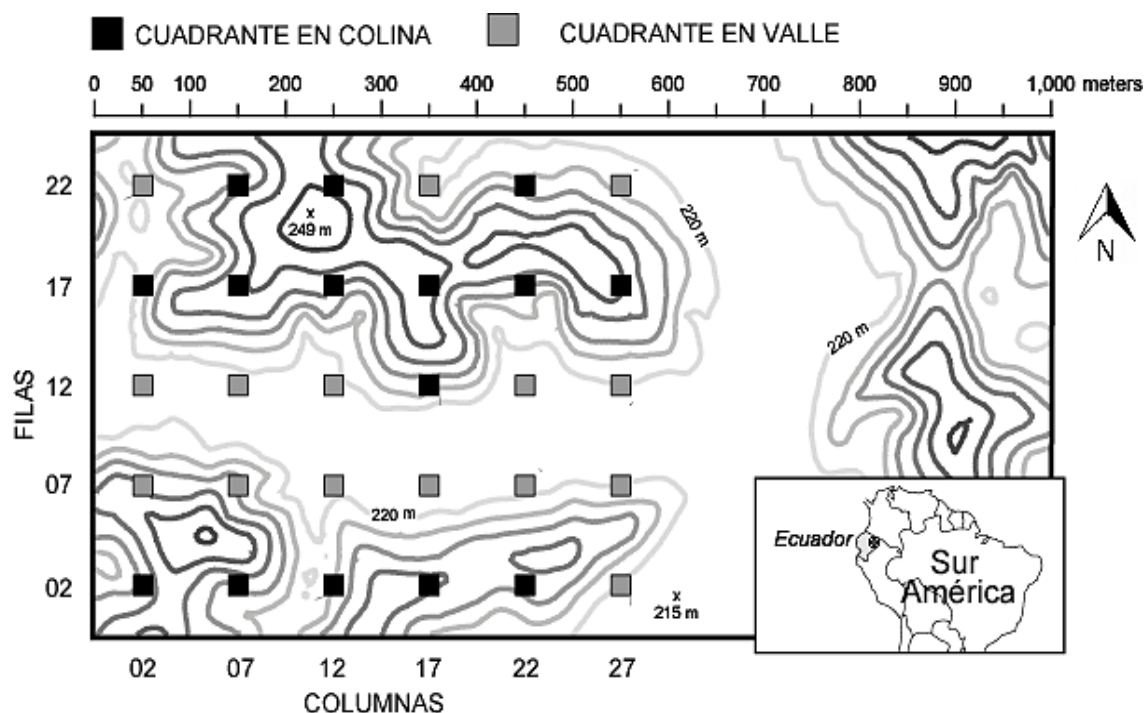
Sierra, R. (ed.) 1999. Propuesta preliminar de un sistema de clasificación de vegetación para el Ecuador Continental. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y Ecociencia. Quito-Ecuador.

Stiling, P.D. 1999. Ecology: theories and applications. Third Edition. Prentice-Hall, Inc. pp. 638. U.S.A.

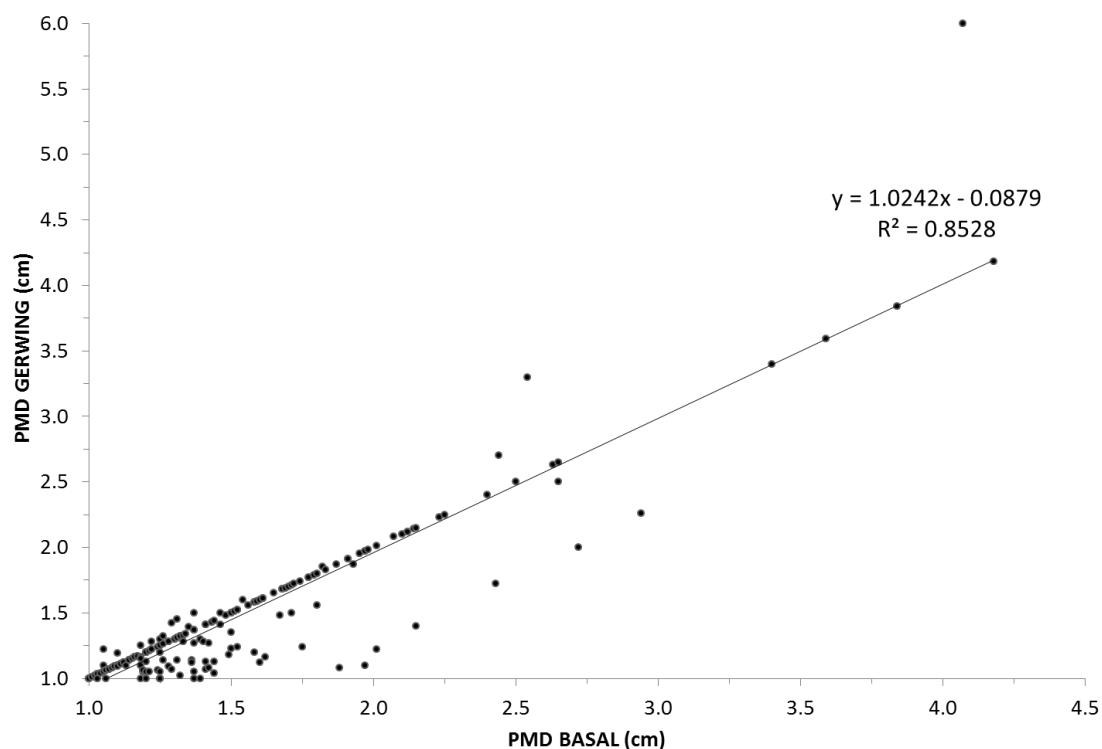
Valencia, R., Foster, R.B., Villa, G., Condit, R., Svennings J-C., Hernández, C. Romoleroux, K. Losos, E., Magard, E., & Balslev, H., 2004. Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology* 92: 214–229.

Valencia, R., Condit, R., Muller-Landau H., Hernandez, C., & Navarrete, H. 2009. Dissecting biomass dynamics in a large Amazonian forest plot. *Journal of Tropical Ecology* . 25:473–482.

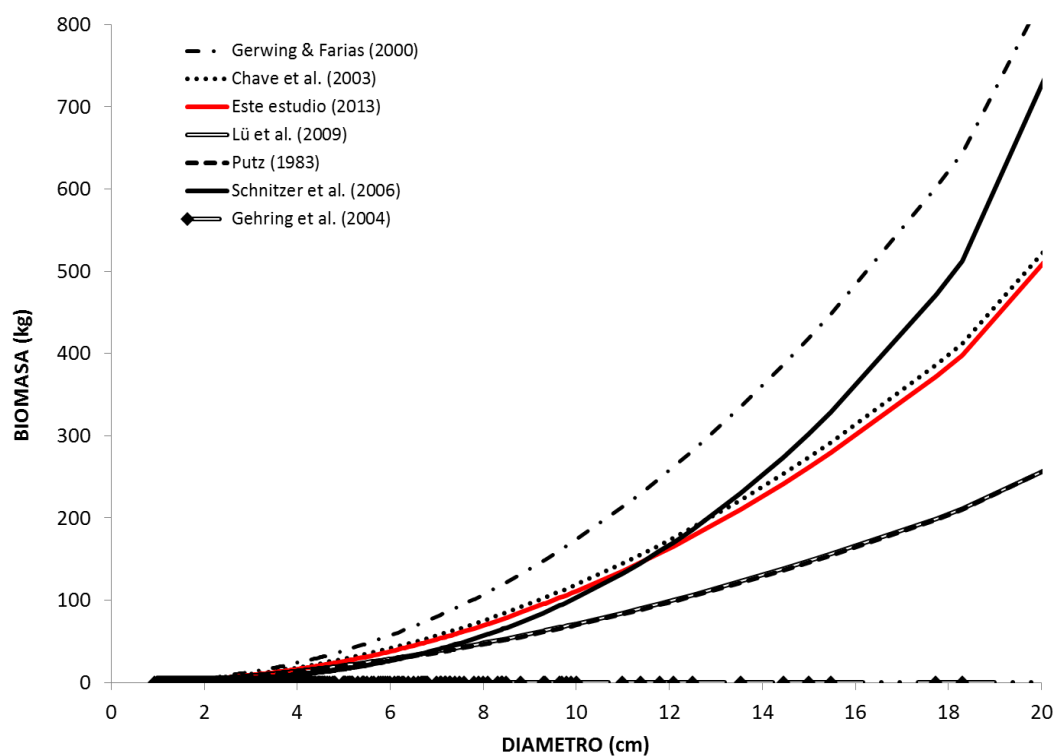
## **8. FIGURAS**



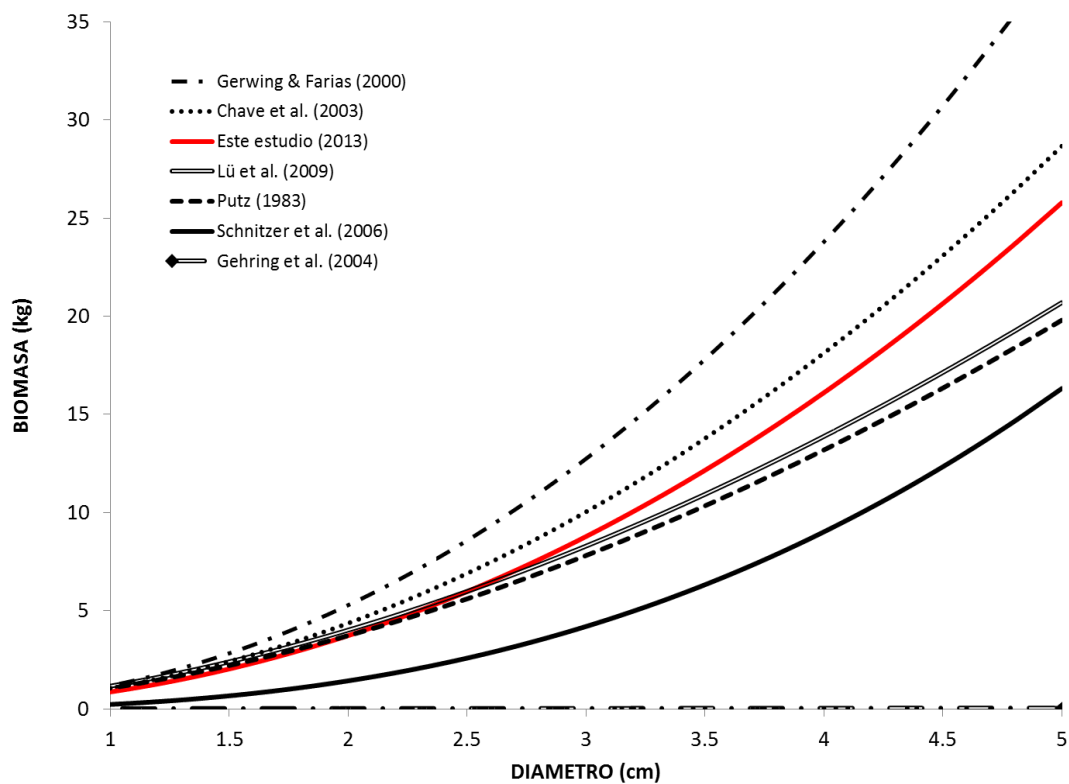
**Figura 1.** Mapa topográfico de la parcela de 50-ha del Proyecto Dinámica del Bosque Yasuní (PDBY), los 30 cuadrantes censados, cada uno de 20×20 m (400 m<sup>2</sup>), se ubican en la parte oeste de la parcela, en el centro de cada hectárea cuadrada (100×100 m): 17 cuadrantes (0,68 ha) en colina (celda negra) y 13 cuadrantes (0,52 ha) en valle (celda gris). Modificado de Romero-Saltos (2011).



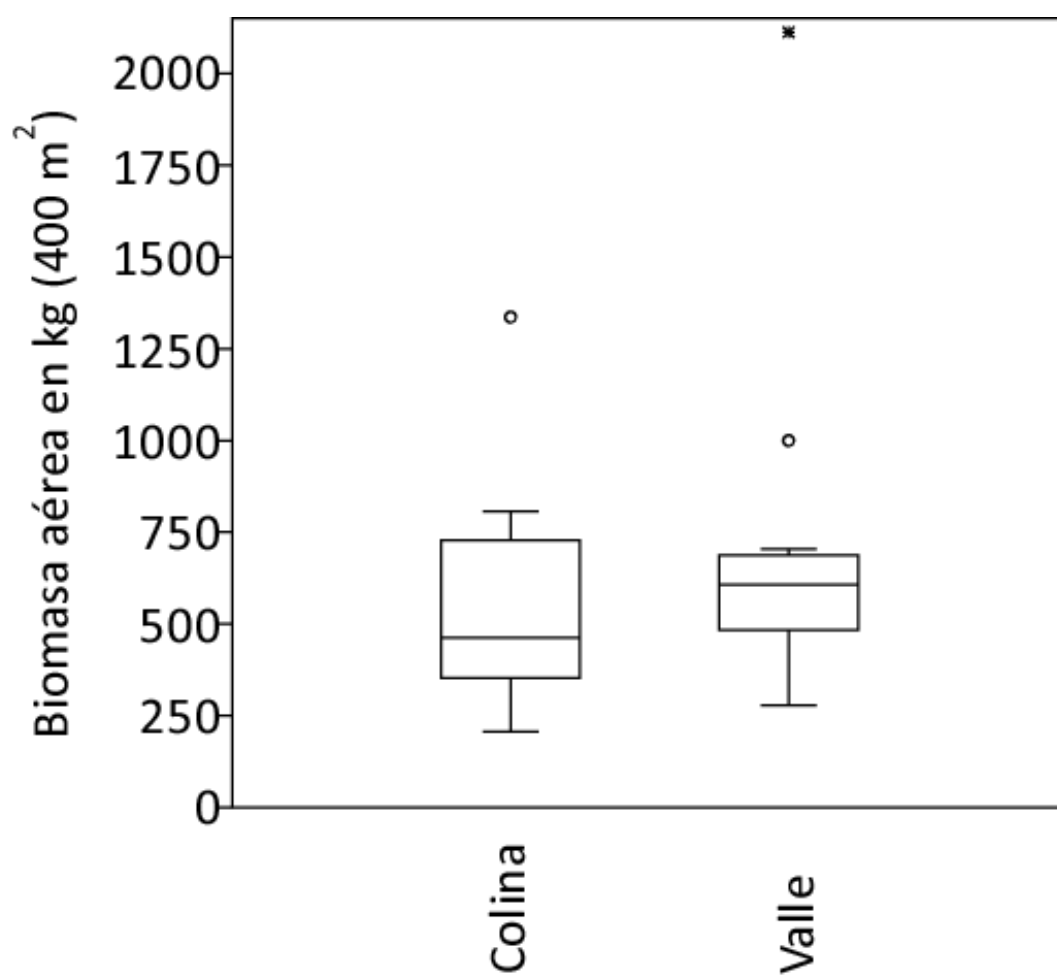
**Figura 2.** Correlación entre el diámetro medido en un PMD basal y el diámetro medido según el protocolo de Gerwing *et al.* (2006) en 436 lianas.



**Figura 3.** BMA de lianas con diámetro  $\geq 1$  cm en 30 cuadrantes (1,2 ha), estimada según siete diferentes ecuaciones alométricas (N=1919).

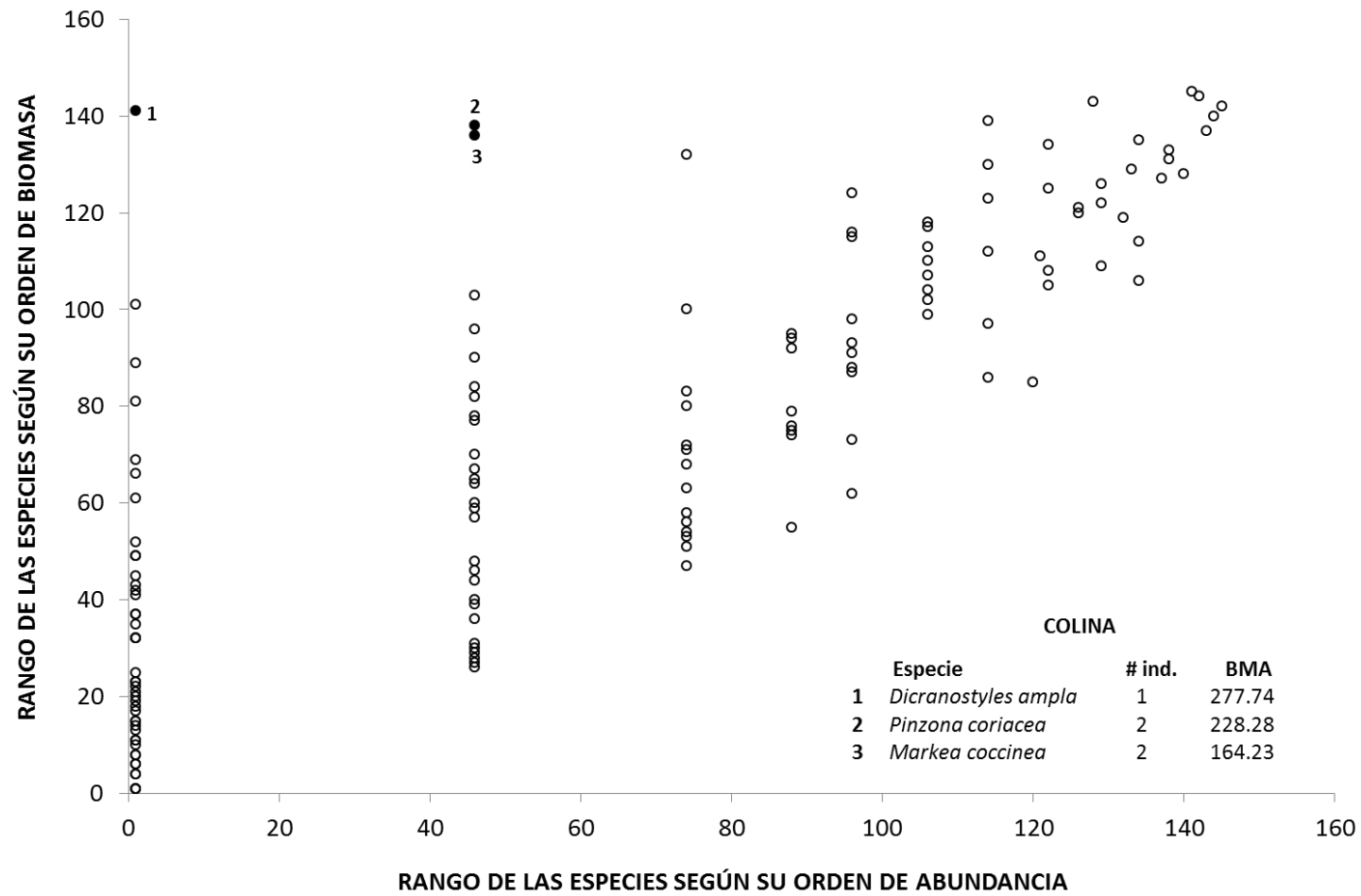


**Figura 4.** BMA de lianas con diámetro  $\leq 5$  cm en 30 cuadrantes (1,2 ha), estimada según siete diferentes ecuaciones alométricas (N=1789).

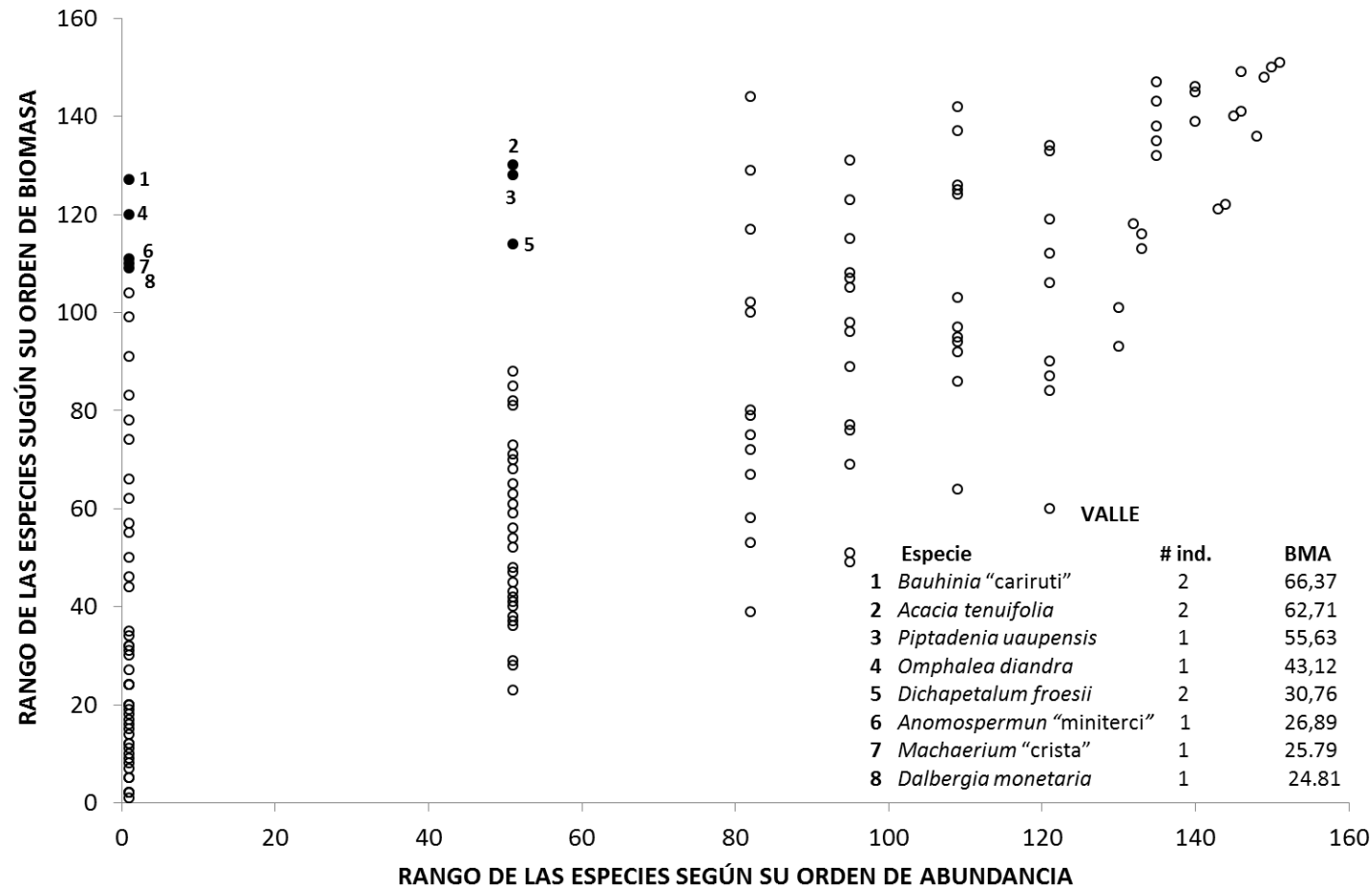


**Figura 5.** BMA de lianas por cuadrante, en colina (N=17 cuadrantes) y valle (N= 13 cuadrantes) (Mann-Whitney,  $U=77$ ,  $p=0,1698$ ).





**Figura 6.** Relación del rango de la BMA total de las especies de lianas con respecto a su rango de abundancia, en los 17 cuadrantes de 20×20 m (0,68 ha), en el hábitat topográfico de colina. Los puntos negros corresponden a las especies que tienen un bajo rango de abundancia y un alto rango de BMA.



**Figura 7.** Relación del rango de la BMA total de las especies de lianas con respecto a su rango de abundancia, en los 13 cuadrantes de 20×20 m (0,52 ha) en el hábitat topográfico de valle. Los puntos negros corresponden a las especies que tienen un bajo rango de abundancia y un alto rango de BMA.

## **9. TABLAS**

**Tabla 1.** Metodología empleada en el desarrollo de las ecuaciones alométricas publicadas para el estudio de BMA de lianas. *D*= diámetro, *AB*= área basal, *L*= longitud, log= logaritmo, ln= logaritmo natural.

Estudios que desarrollan ecuación alométrica a partir de un trabajo empírico de campo				
Metodología para desarrollar ecuación alométrica				
Fuente	spp.-indv.	Rango de diámetro	Variables de peso	Ecuación alométrica
Putz (1983)*	12-17	1-12	Peso fresco total. Peso húmedo y seco de 50 hojas. Peso húmedo y área de 10 hojas. Peso y densidad de segmentos de tronco.	$\log BMA = 0,0245 + 1.88 \log_{10}(D)**$
Feng <i>et al.</i> (1998)	***	***	***	$BMA = 0,0740 (D^2 L) 0,8495$
Gerwing & Farias (2000)*	16-19	1-13,5	Peso fresco total. Peso seco de hojas y tronco. Peso húmedo y área de 10 hojas.	$\log BMA = 0,07 + 2,17 \log(D)$ $\ln BMA = -7,114 + 2,276 \ln(D)$ $\ln BMA = -3,366 + 1,612 \ln(L)$
Gehring <i>et al.</i> (2004)*	26-439	1.8-14,5	Peso fresco total. Peso seco de submuestras de hojas y tronco secadas a 70 °C.	$\ln BMA = -6,105 + 1,413 \ln(D) + \beta \times \ln(L)$ $\ln BMA = -6,267 + 0,830 \ln(AB \times L)$ $\ln BMA = -2,685 + 0,821 \ln(D^2 \times L)$
Lü <i>et al.</i> (2009)*	9-25	1-13,8	Peso fresco total. Peso seco del tronco y de hojas calculado a partir del radio de la masa fresca a la seca, secadas a 75 °C.	$\ln BMA = 0,1498 + 1,7895 \ln(D)$

**Tabla 1.** Continuación

Estudios que desarrollan ecuación alométrica basándose en datos crudos de otros estudios o que utilizan ecuación ya publicada		
Fuente	Obtención de datos para ecuación alométrica	Ecuación alométrica
Chave <i>et al.</i> (2003)*	Reanálisis de los datos de Putz (1983) y Gerwing & Farias (2000).	$\ln BMA = 0,0499 + 2,053 \ln(D)$
DeWalt & Chave (2004)	Reanálisis de los datos de Putz (1983) y de Gerwing & Farias (2000).	$\ln BMA = 0,298 + 1,027 \ln(AB)^{****}$
Schnitzer <i>et al.</i> (2006)*	424 indiv. Ecuación desarrollada a partir de los datos de 5 estudios: Putz (1983), Gerwing & Farias (2000), Gehring <i>et al.</i> (2004), Hozumi <i>et al.</i> (1969) y Beekman (1981).	$\ln BMA = -1,484 + 2,657 \ln(D)$
Zheng <i>et al.</i> (2006)	Utiliza ecuación de Feng <i>et al.</i> (1998).	$\ln BMA = -2,6036 + 0,8495 \ln(D^2 L)$

\* Estudio cuya ecuación se utiliza en el presente estudio.

\*\*Ecuación original expresada en área basal.

\*\*\*Artículo en chino, resumen en inglés.

\*\*\*\* Esta ecuación es igual que la ecuación de Chave *et al.* (2003) expresada en *AB*.

**Tabla 2.** BMA de las lianas del presente estudio (N=1919), estimada con 5 ecuaciones publicadas y la ecuación promedio, en 30 cuadrantes de 20×20 m en la parcela de 50-ha del PDBY. El porcentaje de BMA total de lianas se considera a partir de la BMA de árboles más la BMA de lianas.

	<b>Total BMA (t ha<sup>-1</sup>)</b>	<b>Contribución de lianas a la BMA total (%)</b>
<b>Putz (1983)</b>	11,48	4,03
<b>Gerwing &amp; Farias (2000)</b>	22,69	7,64
<b>Chave <i>et al.</i> (2003)</b>	16,58	5,72
<b>Schnitzer <i>et al.</i> (2006)</b>	11,34	3,98
<b>Lü <i>et al.</i> (2009)</b>	12,04	4,22
<b>Este estudio</b>	15,02	5,2

**Tabla 3.** Análisis de Kolmogorov-Smirnov de la BMA de lianas estimada con 5 ecuaciones alométricas en 1919 individuos. En las celdas grises se observa el valor del estadístico D, cuanto más pequeño es el valor de D (0–1) mayor es la similitud entre las distribuciones de las biomásas. En las celdas blancas se muestra la probabilidad (*p*).

	Putz (1983)	Gerwing & Farias (2000)	Chave <i>et al.</i> (2003)	Schnitzer <i>et al.</i> (2006)	Lü <i>et al.</i> (2009)
Putz (1983)		0,125	0,063976	0,50049	0,074311
Gerwing & Farias (2000)	$2,542 \times 10^{-14}$		0,081693	0,52608	0,10335
Chave <i>et al.</i> (2003)	0,0004581	0,000002322		0,49951	0,060039
Schnitzer <i>et al.</i> (2006)	$3,383 \times 10^{-223}$	$1,465 \times 10^{-246}$	$2,539 \times 10^{-222}$		0,52264
Lü <i>et al.</i> (2009)	0,00002455	$6,346 \times 10^{-10}$	0,001245	$2,392 \times 10^{-243}$	

**Tabla 4.** Análisis de Kolmogorov-Smirnov de la BMA de lianas estimada con cinco ecuaciones alométricas de la literatura y la ecuación desarrollada en el presente estudio (ecuación promedio), a partir de 100 individuos escogidos al azar  $\times$  10 repeticiones.

	Putz (1983)	Gerwing & Farias (2000)	Chave <i>et al.</i> (2003)	Schnitzer <i>et al.</i> (2006)	Lü <i>et al.</i> (2009)	Este estudio
Putz (1983)		0,175 $\pm$ 0,024	0,11 $\pm$ 0,015	0,53 $\pm$ 0,045	0,09 $\pm$ 0,017	0,115 $\pm$ 0,023
Gerwing & Farias (2000)	0,084 $\pm$ 0,066		0,125 $\pm$ 0,012	0,565 $\pm$ 0,157	0,16 $\pm$ 0,023	0,191 $\pm$ 0,026
Chave <i>et al.</i> (2003)	0,556 $\pm$ 0,161	0,394 $\pm$ 0,147		0,535 $\pm$ 0,045	0,12 $\pm$ 0,015	0,132 $\pm$ 0,018
Schnitzer <i>et al.</i> (2006)	$7,041 \times 10^{-13} \pm 6,974 \times 10^{-9}$	$2,974 \times 10^{-14} \pm 0,180$	$9,27 \times 10^{-14} \pm 6,975 \times 10^{-9}$		0,546 $\pm$ 0,045	0,473 $\pm$ 0,039
Lü <i>et al.</i> (2009)	0,794 $\pm$ 0,182	0,155 $\pm$ 0,135	0,8938 $\pm$ 0,087	$9,341 \times 10^{-15} \pm 1,168 \times 10^{-9}$		0,15 $\pm$ 0,026
Este estudio	0,451 $\pm$ 0,251	0,105 $\pm$ 0,207	0,347 $\pm$ 0,142	$1,25165 \times 10^{-8} \pm 3,819 \times 10^{-8}$	0,285 $\pm$ 0,204	

**Tabla 5.** Valores de BMA publicados para bosques tropicales y del presente estudio. El porcentaje de BMA de lianas se calcula a partir de la suma de la BMA de lianas con la BMA de árboles. BHT= bosque húmedo tropical. PMD= punto de medición del diámetro.

Fuente	Área de estudio	Diseño del muestreo	BMA (t ha <sup>-1</sup> )
Putz (1983)	Río Negro, Venezuela. BHT no estacional.	Se midieron todas las lianas $\geq 2$ m de altura, PMD a 1,30 cm, en 20 cuadrantes circulares de 10 $\times$ 10 m (0,2 ha), establecidas al azar.	15,7 (4,5 %)
Gerwing & Farias (2000)	Paragominas, Brasil. BHT estacional.	Se midieron todas las lianas $\geq 2$ m de altura, PMD a 1,30 cm, en 30 cuadrantes al azar (100 m <sup>2</sup> ), en un bosque primario de 130 ha.	43 (14%)
Chave <i>et al.</i> (2003)	Isla de Barro Colorado, Panamá BHT no estacional.	BMA estimada a partir de lianas $\geq 1$ cm tomadas de un set de datos inventariados por Putz (1984) en 10 cuadrantes de 0,1 ha.	7,7 (2,8%)
DeWalt & Chave (2004)	Estación Biológica La Selva, Costa Rica. BHT estacional.	Se midieron todas las lianas $\geq 0,5$ cm en 6 transectos de 10 $\times$ 50 m.	8,0 (3,4%)
	Isla de Barro Colorado, Panamá. BHT no estacional.	Se midieron todas las lianas $\geq 0,5$ cm en 6 transectos de 10 $\times$ 50 m.	17,2 (8,03%)
	Estación Biológica Cocha Cashu, Perú. BHT estacional.	Se midieron todas las lianas $\geq 0,5$ cm en 6 transectos de 10 $\times$ 50 m.	15,0 (3,8%)
	Km 41 Proyecto Bosques Frangmentados, Manaus, Brasil. BHT estacional.	Se midieron todas las lianas $\geq 0,5$ cm en 6 transectos de 10 $\times$ 50 m.	11,9 (4,4%)
Schnitzer <i>et al.</i> (2006)	Nouragues, Guyana Francesa. BHT no estacional.	Se midieron todas las lianas $\geq 0,5$ cm de diámetro en 25 cuadrantes de 10 $\times$ 10 m (0,25 ha), 20 en el Grand Plateau (GP) y 5 en el Petit Plateau (PP), y en 10 transectos de 2 $\times$ 50 m en el GP	12,8 (4,5%)
Zheng <i>et al.</i> (2006)	Xishuangbanna, China. BH Subtropical estacional.	Se midieron todas las lianas $> 2$ cm, en 5 cuadrantes de 0,185–1,0 ha; 4 en la Reserva Natural Menglun y uno en la reserva Natural Caiyanghe.	4,1 (0,8%)
Lü <i>et al.</i> (2009)*	Xishuangbanna, China. BH Subtropical estacional.	Se midieron todas las lianas $\geq 2$ cm de diámetro en tres cuadrantes de 100 m <sup>2</sup> .	10,9 (1,4%)
Este estudio	Parcela de 50-ha del PDBY, Yasuní, Ecuador. BHT estacional.	Se midieron las lianas $\geq 1$ cm, en 30 cuadrantes de 20 $\times$ 20 m (1.2 ha).	15.02 (5.2%)



**Tabla 6.** Especies con mayor BMA en 30 cuadrantes de 20×20 m (1.2 ha), 17 en colina y 13 en valle, en un bosque de tierra firme en la parcela del PDBY. Las especies están ordenadas de mayor a menor BMA total en los 30 cuadrantes. En los valores de BMA total de colina y valle, el superíndice a la izquierda indica la jerarquía de cada especie al ordenarse de mayor a menor BMA en su respectivo hábitat.

COLINA Y VALLE 30 (20×20 m)				COLINA 17 (20×20 m)			VALLE 13 (20×20 m)		
Especie	BMA total (kg)	BMA (kg) $\bar{X} \pm S$ (N=cuadrantes)	Abund. Total	BMA total (kg)	BMA (kg) $\bar{X} \pm S$ (N=cuadrantes)	Abund. total	BMA total (kg)	BMA (kg) $\bar{X} \pm S$ (N=cuadrantes)	Abund. total
<i>Combretum laxum</i>	3673,5	183,68±337,61 (N=20)	141	1014,32 <sup>1</sup>	126.79±174.74 (N=8)	46	2659,26 <sup>1</sup>	221.60±398.82 (N=12)	95
<i>Machaerium cuspidatum</i>	1669,08	59,61 ± 64,82 (N=28)	135	655,28 <sup>2</sup>	40.96±42.73 (N=16)	50	1013,80 <sup>2</sup>	84.48±78.03 (N=12)	85
<i>Callichlamys latifolia</i>	611,99	47,08 ± 99,01 (N=13)	53	130,69 <sup>13</sup>	27.26±17.65 (N=5)	24	475,70 <sup>3</sup>	59,46±118.95 (N=8)	29
<i>Petrea maynensis</i>	451,09	23,74 ± 16,52 (N=19)	127	360,88 <sup>4</sup>	24.06±15.88 (N=15)	97	90,21 <sup>16</sup>	22.55±18.52 (N=4)	30
<i>Dioclea ucayalina</i>	434,40	43,44 ± 94,74 (N=10)	14	424,56 <sup>3</sup>	53.07±104.92 (N=8)	12	9,84 <sup>81</sup>	4.92±2.85 (N=2)	2
<i>Bauhinia rutilans</i>	404,74	25,3 ± 29,29 (N=16)	52	111,87 <sup>17</sup>	15.98±22.40 (N=7)	16	292,87 <sup>4</sup>	32.54±31.22 (N=9)	36
<i>Cuervea kappleriana</i>	326,71	16,99 ± 12,11 (N=22)	96	269,33 <sup>6</sup>	16.83±10.83 (N=16)	75	104,45 <sup>12</sup>	17.41±14.82 (N=6)	21
<i>Clitoria pozuzoensis</i>	326,71	12,57 ± 9,82 (N=26)	82	220,09 <sup>9</sup>	14.67±10.90 (N=15)	53	106,61 <sup>11</sup>	9.69±7.32 (N=11)	29
<i>Doliocarpus dentatus</i>	309,95	34,44 ± 44,91 (N=9)	12	22,26 <sup>50</sup>	11.13±13.29 (N=2)	2	287,69 <sup>5</sup>	41.10±45.61 (N=7)	10

**Tabla 6.** Continuación

COLINA Y VALLE 30 (20×20 m)				COLINA 17 (20×20 m)			VALLE 13 (20×20 m)		
Especie	BMA total (kg)	BMA (kg) $\bar{X} \pm S$ (N=cuadrantes)	Abund. Total	BMA total (kg)	BMA (kg) $\bar{X} \pm S$ (N=cuadrantes)	Abund. total	BMA total (kg)	BMA (kg) $\bar{X} \pm S$ (N=cuadrantes)	Abund. total
<i>Dicranostyles ampla</i>	277,74	277.4 (N=1)	1	277,74 <sup>5</sup>	277.4 (N=1)	1	0	0	0
<i>Tetracera volubilis</i>	262,89	87.63 ± 82.63 (N=3)	7	262,89 <sup>7</sup>	87.63 ± 82.63 (N=3)	7	0	0	0
<i>Tetracera willdenowiana</i>	259,53	32,44 ± 47,44 (N=8)	15	141,94 <sup>12</sup>	35,49±63,47 (N=4)	10	117,59 <sup>10</sup>	29,40±29,99 (N=4)	5
<i>Tontelea fuliginea</i>	246,16	20,51 ± 20,52 (N=12)	27	157,23 <sup>11</sup>	17,47±19,09 (N=9)	17	88,94 <sup>17</sup>	29,65±21,49 (N=3)	10
<i>Pinzona coriacea</i>	228,28	228,28 (N=1)	2	228,28 <sup>8</sup>	228,28 (N=1)	2	0	0	0
<i>Piptadenia anolidurus</i>	210,73	70,24 ± 57,33 (N=3)	11	0	0	0	210,73 <sup>6</sup>	70,24 ± 57,33 (N=3)	11
<i>Dicella julianii</i>	159,52	19,94 ± 25,24 (N=8)	16	68,62 <sup>29</sup>	17,15±14,98 (N=4)	6	90,91 <sup>14</sup>	22,73±30,51 (N=4)	10
<i>Markea coccinea</i>	164,23	164.23 (N=1)	2	164,23 <sup>10</sup>	164,23 (N=1)	2	0	0	0
<i>Mansoa verrucifera</i>	158,76	31,75 ± 43,66 (N=5)	11	0	0	0	158,76 <sup>7</sup>	031,75 ± 43,66 (N=5)	11
<i>Bauhinia guianensis</i>	151,85	9,49 ± 8,41 (N=16)	42	108,11 <sup>18</sup>	10,81±10,28 (N=10)	29	43,74 <sup>30</sup>	7,29±3,25 (N=6)	8
<i>Gouania colombiana</i>	144,71	72,35 ± 95,06 (N=2)	3	0	0	0	144,71 <sup>8</sup>	72,35 ± 95,06 (N=2)	3

**Tabla 7.** Familias con mayor BMA en 30 cuadrantes (17 en colina y 13 en valle) en la parcela del PDBY. El superíndice a la derecha de los valores indica la jerarquía de cada familia al ordenarse de mayor a menor BMA en su respectivo hábitat.

	<b>COLINA Y VALLE 30 (20×20 m)</b>			<b>COLINA 17 (20×20 m)</b>		<b>VALLE 13 (20×20 m )</b>	
<b>Familia</b>	<b>BMA total</b>	<b>Abund. total</b>	<b>BMA <math>\bar{X} \pm S</math> (N=cuadrantes)</b>	<b>BMA Total</b>	<b>Abund. total</b>	<b>BMA total</b>	<b>Abund. total</b>
Combretaceae	3673,57	141	427,45 $\pm$ 926,91 (N=20)	1014,32 <sup>2</sup>	46	2659,26 <sup>1</sup>	95
Fabaceae	3626,49	369	321,75 $\pm$ 783,23 (N=30)	1610,21 <sup>1</sup>	174	2016,27 <sup>2</sup>	195
Bignoniaceae	1271,22	162	451,83 $\pm$ 890,51 (N=28)	353,06 <sup>7</sup>	77	918,16 <sup>3</sup>	85
Dilleniaceae	1075,56	42	330,31 $\pm$ 751,41 (N=18)	658,55 <sup>4</sup>	24	417,02 <sup>5</sup>	18
Celastraceae	1059,36	212	448,51 $\pm$ 918,07 (N=27)	750,67 <sup>3</sup>	160	308,70 <sup>6</sup>	52
Sapindaceae	747,35	173	281,38 $\pm$ 315,91 (N=30)	310,38 <sup>8</sup>	78	436,97 <sup>4</sup>	95
Malpighiaceae	545,10	95	175,02 $\pm$ 225,11 (N=26)	304,63 <sup>9</sup>	60	240,48 <sup>7</sup>	35
Convolvulaceae	449,50	31	315,67 $\pm$ 710,63 (N=17)	400,95 <sup>5</sup>	16	48,55 <sup>15</sup>	15
Verbenaceae	451,09	127	230,99 $\pm$ 311,26 (N=19)	360,88 <sup>6</sup>	97	90,21 <sup>11</sup>	30
Menispermaceae	291,69	40	171,68 $\pm$ 217,85 (N=18)	215,71 <sup>10</sup>	25	75,97 <sup>13</sup>	15
Apocynaceae	221,91	34	411,95 $\pm$ 848,10 (N=18)	121,92 <sup>14</sup>	23	99,99 <sup>10</sup>	11
Connaraceae	198,77	34	311,52 $\pm$ 697,69 (N=17)	160,69 <sup>12</sup>	23	38,08 <sup>17</sup>	11
Rhamnaceae	196,95	11	250,45 $\pm$ 263,65 (N=5)	1,87 <sup>36</sup>	1	195,07 <sup>8</sup>	10
Solanaceae	180,68	9	214,22 $\pm$ 222,01 (N=4)	166,87 <sup>11</sup>	4	13,81 <sup>27</sup>	5
Rubiaceae	149,31	15	259,37 $\pm$ 287,65 (N=5)	30,98 <sup>21</sup>	5	118,33 <sup>9</sup>	10
Loganiaceae	142,64	19	173,11 $\pm$ 218,09 (N=10)	114,29 <sup>15</sup>	16	28,35 <sup>23</sup>	3
Icacinaceae	141,05	21	163,95 $\pm$ 208,25 (N=13)	71,90 <sup>17</sup>	11	69,15 <sup>14</sup>	10
Cannabaceae	130,69	3	438,26 $\pm$ 904,44 (N=2)	130,69 <sup>12</sup>	3	38,08 <sup>18</sup>	11
Dichapetalaceae	111,79	26	321,57 $\pm$ 736,89 (N=14)	34,07 <sup>19</sup>	12	77,72 <sup>12</sup>	14

